

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL
DE LA
RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES
DES ÉPIPHYTIES

PATHOLOGIE VÉGÉTALE - ZOOLOGIE AGRICOLE
PHYTOPHARMACIE



INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

AVIS AUX LECTEURS

Des modifications importantes sont apportées pour l'année 1959 aux Annales de l'Institut National de la Recherche Agronomique, en vue de mieux adapter l'ensemble de ces publications aux besoins des lecteurs. D'une part, une série nouvelle vient d'être créée : la série *A bis*, consacrée à la Physiologie Végétale, qui paraîtra 4 fois par an. D'autre part, dans les autres séries, le nombre moyen de pages a été augmenté. Désormais, les Annales de l'Institut National de la Recherche Agronomique comprendront les séries suivantes :

Série A — **ANNALES AGRONOMIQUES.** — Agronomie générale et science du sol — couverture crème — 6 fascicules par an d'environ 120 pages.

Série A bis — **ANNALES DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE.** — Couverture bleue — 4 fascicules par an d'environ 50 pages.

Série B — **ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES.** — Couverture verte — 4 fascicules par an d'environ 120 pages.

Série C — **ANNALES DES ÉPIPHYTIES.** — Couverture rouge — 4 fascicules par an d'environ 120 pages.

Série C bis — **ANNALES DE L'ABEILLE.** — Couverture ocre — 4 fascicules par an d'environ 80 pages.

Série D — **ANNALES DE ZOOTECHNIE.** — Couverture jaune — 4 fascicules par an d'environ 80 pages.

Série E — **ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE.** — Couverture grise — 4 fascicules par an d'environ 120 pages.

(Voir en page 3 de la couverture les conditions nouvelles d'abonnement).

Les commandes d'ouvrages doivent être adressées au Régisseur des publications. Adresse provisoire : Bâtiment provisoire du Palais de Chaillot, Aile Passy, Paris.

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des publications, par virement postal, à son compte courant : Paris 9064-43 ou par bons U. N. E. S. C. O.

ANNALES
DE
L'INSTITUT NATIONAL
DE LA
RECHERCHE AGRONOMIQUE

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL
DE LA
RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES
DES ÉPIPHYTIES

PATHOLOGIE VÉGÉTALE - ZOOLOGIE AGRICOLE
PHYTOPHARMACIE

Année 1960



INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

**ESSAI DE LUTTE GÉNÉRALISÉE
CONTRE LA MOUCHE MÉDITERRANÉENNE
(*Ceratitis capitata* WIED). A L'AIDE
D'APPATS INSECTICIDES**

PAR

P. FRÉZAL

Service de Recherches agronomiques d'Algérie.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction.

I. — Protocole d'expérimentation.

- A) Choix du lieu de l'expérimentation.
- B) Biologie et éthographie de la Mouche des fruits dans les orangeries à l'automne.
- C) Moyens de lutte retenus.
- D) Moyens de contrôle de l'état de contamination.
- E) Tests retenus pour l'appréciation des résultats.

II. — Exécution des opérations. Résultats.

- 1^o Contrôle de la contamination.
- 2^o Exécution des traitements.
- 3^o Contrôle de l'efficacité.

III. — Prix de revient de l'opération.

IV. — Interprétation des résultats.

V. — Conclusions.

INTRODUCTION

La présence de la Mouche méditerranéenne des fruits ou « Cératite » (*Ceratitis capitata* WIED.) constitue, pour la production fruitière de l'Algérie, à l'exception de celle bénéficiaire du climat saharien, un élément dont l'influence est primordiale sur :

— le choix des variétés de chaque espèce fruitière ;

- l'échelonnement de la production ;
- la structure des plantations ;
- le prix de revient de la production ;
- les dispositions appliquées aux fruits destinés aux pays qui désirent éviter toute contamination par l'insecte, ou à ceux tels la France et l'Allemagne, dont le climat s'oppose à la persistance de l'espèce sans empêcher sa pullulation pendant les périodes chaudes de l'année.

En particulier, dans les Sahels ainsi que dans les plaines et vallées littorales et sublittorales, contrées de beaucoup les plus favorables à l'arboriculture, l'action de cet ennemi s'oppose pratiquement à la production, autrement qu'ensachés, des fruits à pépins et à noyaux mûrissant après le 1^{er} juillet et détermine, sur les fruits de *Citrus*, des déprédations se traduisant, à l'automne, par l'apparition de taches auréolant chaque piqûre, le plus souvent sans importance pour la conservation et les qualités organoleptiques des fruits, mais prises en considération pour l'application de sévères mesures restrictives sur le plan commercial et, au printemps, par des contaminations élevées, ne développant aucun symptôme extérieur, mais provoquant des chutes importantes, si le ramassage ne les précède.

Pour combattre ce fléau, les moyens mis actuellement à la disposition des agriculteurs appartiennent à deux groupes bien distincts :

Les procédés chimiothérapiques.

Les procédés chimiotropiques.

En ce qui concerne les premiers, des essais entrepris dès 1946 ont rapidement permis de mettre au point une méthode de protection, pour les orangeries, utilisant des pulvérisations insecticides de contact, de préférence à base de DDT ou de certains de ses isostères (perthane ou methoxychlore). Cette méthode, d'efficacité élevée, nécessite des moyens d'application importants, puisque chaque opération entraîne l'épandage de 1.000 à 2.000 litres de suspension aqueuse à l'ha. De plus, laissant des résidus persistants, sa mise en œuvre doit être interrompue, selon l'insecticide choisi, pendant une période plus ou moins longue avant le début de la cueillette, c'est-à-dire à l'époque où son intervention est vraiment utile.

C'est néanmoins le procédé le plus généralement appliqué dans le bassin méditerranéen, et son efficacité est largement prouvée dans les plantations de *Citrus* produisant les fruits précoces et de saison.

Les procédés utilisant le chimiotropisme trouvent deux sortes d'applications dans la lutte contre la cératite. La vieille conception de MALLY (1904) a donné naissance, d'une part, à la méthode des pièges amorcés au moyen de substances attractives, parmi lesquelles le phosphate biammonique bénéficie encore d'une grande faveur, bien qu'il soit actuellement dépassé par diverses compositions et, d'autre part, par le procédé aus-

tralien, utilisant des pulvérisations de bouillies composées du mélange d'une substance exerçant, à l'égard de la Cératite, une attraction aussi forte et durable que possible et un insecticide agissant rapidement par ingestion et contact.

Ce dernier procédé, d'application déjà ancienne dans l'hémisphère austral, notamment en Australie, en Océanie et en Afrique du Sud, mais peu apprécié dans le bassin méditerranéen, a pris une extension considérable depuis la connaissance des travaux entrepris par STEINER ⁽¹⁾ aux Iles Hawaï, conférant aux protéines hydrolysées une grande puissance attractive à l'égard des plus redoutables Trypétidées parasites des fruits, dont la Cératite.

Son efficacité, à laquelle s'allie d'autres avantages d'ordre pratique, l'a fait adopter par la Floride, comme base essentielle de la lutte extinctive engagée en 1955 contre ce dernier insecte nouvellement réintroduit dans le pays. En Algérie, l'étude de ses effets, comparés à ceux de la méthode insecticide, entreprise en 1956, conduit à lui reconnaître, dès les premiers essais, une efficacité très élevée, mais légèrement inférieure à celle procurée par les suspensions de DDT à 0,25 p. 100 ⁽²⁾. Cependant, en raison de l'action attractive des hydrolysats de protéines exercée à l'égard de la mouche, ces essais ont conduit à supposer comme probable une amélioration des résultats d'autant plus sensible que la généralisation des applications s'étendrait à des surfaces plus grandes.

Le désir de vérifier cette hypothèse, ainsi que le souci de procurer aux arboriculteurs une méthode efficace et économique tout en étant susceptible d'être généralisée à un secteur étendu et préalablement délimité, a poussé l'Union des Syndicats des planteurs d'agrumes et la Direction de l'Agriculture et des Forêts à envisager le traitement, à titre expérimental, d'une surface d'un millier d'hectares dans une des régions le plus densément citricole de la Mitidja.

I. — BASES ET DÉTERMINATION DU PROTOCOLE DE L'EXPÉRIMENTATION

La mise en œuvre de l'essai étant prévue dans des orangeries plantées en variétés sensibles à l'automne aux attaques de la Cératite, il était nécessaire de délimiter les parcelles expérimentales en prenant cet impératif en considération ; parallèlement, on devait tenir compte des notions acquises sur la biologie et l'éthographie de la Cératite à l'automne, jusqu'à l'apparition des grands froids. Enfin, il convenait de

⁽¹⁾ STEINER (L. F.). — 1952. Fruit Fly control in Hawaii with Poison-Bait Sprays containing protein hydrolysates. *J. Ec. Ent.*, 45 : 838-843.

⁽²⁾ P. FRÉZAL. — 1957. Action comparée du DDT et des formules insecticides et attractives sur la Mouche des fruits (*Ceratitis capitata* Wied.). *Phytiatrie-Phytopharmacie* 6, 43-48.

préciser les moyens de lutte essentiels et secondaires à mettre en œuvre, les procédés de contrôle propres à suivre l'état de contamination des plantations ainsi que les tests à retenir de préférence pour apprécier les résultats obtenus.

A. — CHOIX DU LIEU DE L'EXPÉRIMENTATION

Le travail a porté sur un périmètre continu, estimé à 1.200 ha. et supposé réunir 720 ha. de *Citrus*, ceci de chaque côté de la route allant d'Oued El Alleug à Mouzaïaville, à hauteur du pont de l'Oued Chiffa, sur les deux rives de cet Oued (tableau I).

TABLEAU I

Superficies occupées par les diverses variétés de Citrus dans les parcelles expérimentales et témoin.

Variétés	Superficies des plantations de citrus complantées en diverses variétés		
	Grande parcelle expérimentale	Petite parcelle expérimentale (Station de Boufarik)	Parcelle témoin non traitée jusqu'au 14-10
Satsuma	1.85		
Clémentiniers	282.54.44	1 ha.	
Mandariniers	90.16.57	0.9	
Orangers (précoces) Navels	67.44.20	2.00	7.00.00
Orangers de saison (commun, double fine améliorée, portugaise) ..	203.99.26	3.1	2.00.00
Orangers tardifs (Valencia late) ..	31.41.00	0.5	4.00.00
Variétés en mélanges et divers...	19.90.00	3.00	
	697.31.17	10.5	13.00.00

La surface exacte n'ayant pu être obtenue que tardivement, tous les calculs effectués pour la préparation des bouillies ont pris pour base une superficie de 720 ha ce qui représente une erreur très voisine de 3 p. 100.

Dans le but d'obtenir, par rapport à l'essai projeté sur une surface importante, un terme de comparaison sur exploitation moyenne, la Station Expérimentale de Boufarik, présentant 10 ha 50 d'orangerie et établie dans une région arboricole d'importance et de structure comparables au bloc expérimental, a été incluse dans le programme d'essai.

Enfin, la délimitation d'une parcelle témoin non traitée, a soulevé dès le début de sérieuses difficultés. A l'origine, le but fixé dans cette voie, prétendait réserver un périmètre à proximité de la parcelle expérimentale et comparable à cette dernière du double point de vue étendue et structure arboricole. Cette intention a dû être rapidement abandonnée en raison des répercussions financières qu'elle n'aurait pas manqué d'en-



FIG. 1. — Vue aérienne de la parcelle expérimentale.

traîner. En fait, la parcelle témoin non traitée a été constituée par une petite orangerie de 13 ha complantée en variétés d'orangers mûrissant à des époques échelonnées, durant toute la campagne de production, et installée sur la rive gauche de l'Oued Chiffa à hauteur de la partie la plus méridionale de la parcelle expérimentale ; encore faut-il noter que cette parcelle n'a pu être conservée entièrement à l'abri des traitements, car, sa contamination s'étant élevée au début du mois d'octobre, elle a été soumise, sur l'insistance du propriétaire, aux mêmes opérations de protection que la parcelle expérimentale, à compter du 14 de ce mois. Elle a ainsi bénéficié de l'action des deux derniers traitements.

B. — BIOLOGIE ET ÉTHOGRAPHIE DE LA CÉRATITE DANS LES ORANGERIES A L'AUTOMNE

En Mitidja, les adultes de la Cératite, se rencontrent durant toute l'année, dans les orangeries ; cependant, les captures y sont habituellement rares, sinon inexistantes, pendant le premier trimestre, sporadiques au printemps, et ne deviennent continues que depuis la fin du mois de juin, jusqu'en décembre, à une date coïncidant avec l'apparition des températures inhibitrices de l'activité de l'insecte.

L'allure de la contamination, au cours de la période de plus grandes fréquences, peut être schématisée par le graphique (fig. 2) obtenu en 1957, mais représentant le type moyen des courbes de captures obtenues depuis de nombreuses années dans la région de Sidi Moussa-Arba. Il peut d'ailleurs être considéré, à quelques variantes près, comme le type représentatif des vergers agrumicoles de la Mitidja.

Ce graphique laisse nettement apparaître deux courbes en cloche successives s'étalant, la première du 10 juin au 31 août, avec un maximum du 17 au 20 juillet et, la seconde, du 1^{er} septembre au 18 novembre atteignant son maximum du 15 au 21 octobre. Habituellement les prises se poursuivent jusque vers le 20 décembre, mais en fin de période les captures sont peu nombreuses et espacées.

On serait tenté d'admettre que chacune des deux courbes en cloche correspond à une génération. Il est plus exact de les considérer comme formées, la première par les adultes qui ont passé l'hiver ou qui sont nés précocement dans les orangeries tardives, puis dans les vergers dont la maturité des fruits se termine au début juillet, la seconde, par des individus ayant survécu à la première période ou nés dans les plantations de variétés à maturité estivo-automnale, notamment figuiers, cactées et plaqueminiers.

Les minima correspondent à la période pendant laquelle les récoltes des Rosacées mûrissant après le 10 juillet, sont ensachées, en raison des

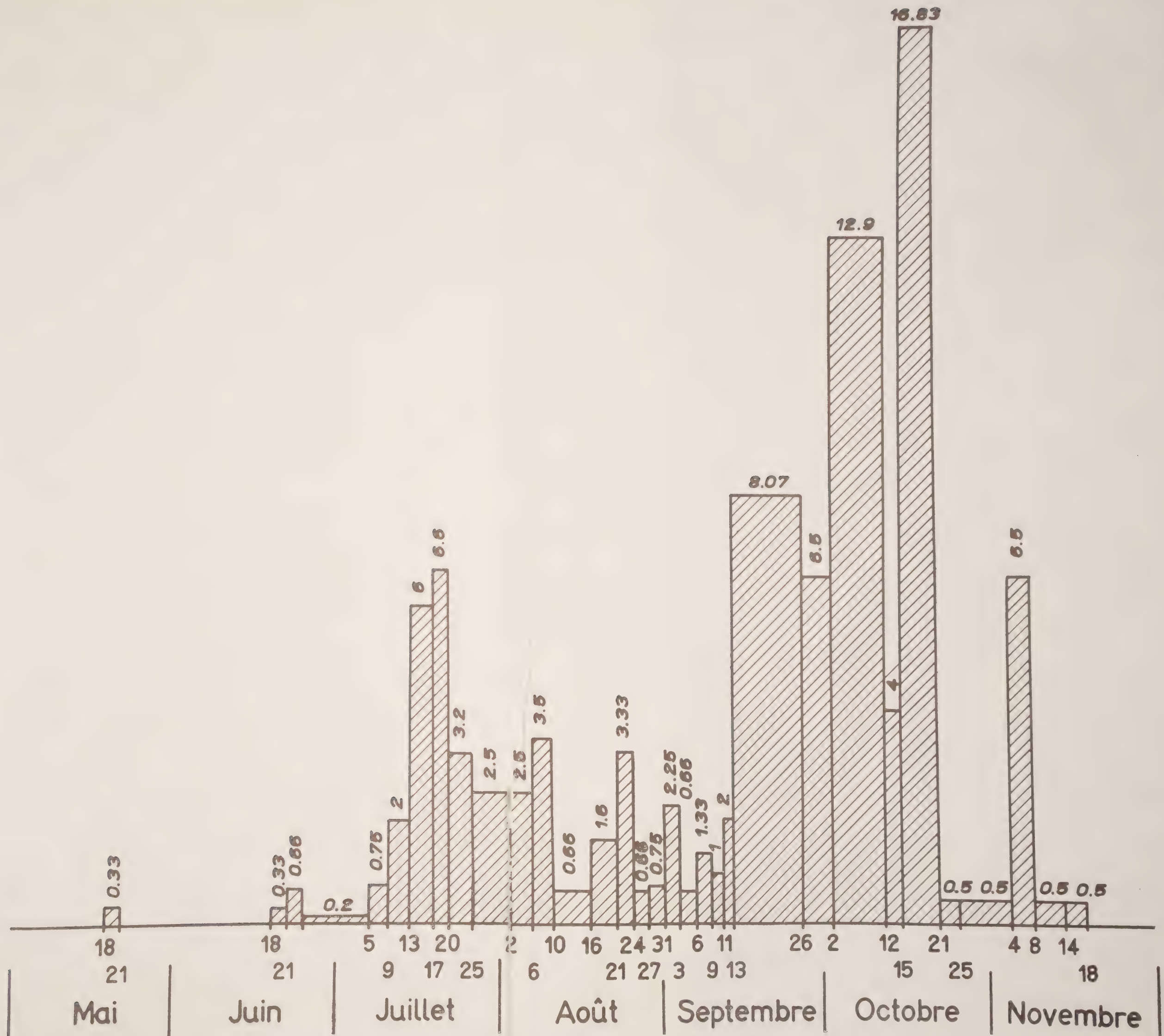


FIG. 2. — Captures de Cératites par jour et par fige réalisées pendant l'année 1957 dans une orangerie de Sidi Moussa.

risques très grands de contamination qui sévissent à l'époque et l'impossibilité légale d'agir efficacement contre l'insecte, à l'aide de moyens chimiques ou chimiotropiques.

Quelle que soit l'explication fournie à l'allure de la courbe de captures d'adultes de *Caratites* dans les orangeries de la Mitidja, l'examen du graphique 1 montre que dans cette plaine, les plantations de *Citrus* sont surtout visitées, par l'insecte, de juin à décembre.

Or, d'après des travaux antérieurs ⁽¹⁾ les fruits de *Citrus* deviennent réceptifs aux piqûres à des époques variables avec les variétés. Pour les plus hâtifs, cette sensibilité, coïncidant avec l'apparition des caractères de la maturité apparente, s'amorce le plus souvent pendant la 2^e décade du mois de septembre. Il arrive de relever sur certains fruits, généralement souffreteux, parasités ou éclatés, des piqûres dès la fin juillet, mais il s'agit là d'accidents rares et d'intérêt mineur.

Enfin, si l'on se rappelle, d'autre part, les probabilités d'évolution laissées à la descendance des œufs déposés de septembre à décembre, dans les fruits de *Citrus*, il apparaît nettement que les adultes capturés dans ces plantations proviennent de l'extérieur et qu'elles appartiennent à des populations se déplaçant à la recherche de nourriture et de lieux favorables au dépôt de leurs pontes.

En définitive, les notions acquises ces dernières années sur le comportement de la Cératite, dans les régions arboricoles de la Mitidja permettent d'affirmer, eu égard aux exigences de la protection des orangeries à l'automne, que, si les plantations de *Citrus* abritent pendant toute l'année des adultes de Cératites, et plus particulièrement de juin à fin décembre, ces insectes ont, pour la grande majorité, une origine extérieure à ces plantations, et que les destructions n'y deviennent utiles qu'à partir de la mi-septembre pour se terminer, dans le cas de variétés précoces et de saison, dès le déclenchement des conditions météorologiques déterminant le ralentissement, sinon l'arrêt des manifestations de l'insecte.

C. — MOYENS DE LUTTE RETENUS

1^o Procédé essentiel de lutte.

En raison de l'hypothèse à vérifier et des résultats de travaux antérieurs, une seule méthode principale de lutte a été retenue : celle inspirée des procédés chimiotropiques et utilisant le malathion comme insecticide et les hydrolisats de protéines ou de levures comme attractifs.

En ce qui concerne le malathion, des essais préliminaires avaient

(1) FRÉZAL (P.). 1949. Résultats d'observations et d'essais concernant la Mouche de l'orange, *Compte rendu Ac. Agr. de France*, 35, 463-467.

laissé apparaître une légère supériorité des poudres mouillables sur les émulsions, mais en raison des concentrations retenues pour les traitements et des quantités relativement faibles en matière active contenues dans les poudres mouillables livrées dans le commerce local et français, il est apparu préférable, pour la fluidité des bouillies, de s'adresser aux émulsions titrant 50 p. 100 de l'insecticide choisi.

Le choix des hydrolysats protéiniques souleva également des difficultés d'ordre commercial qui influencèrent le point de vue technique.

Préalablement à la mise en œuvre de l'expérimentation, trois formules différentes, deux d'origine américaine et une de fabrication française ont pu être éprouvées.

Chacune des formules américaines répond à l'une des compositions suivantes :

	Spécialité A	Spécialité B
Matières solides totales	49 %	49 %
Acide aminé et sels d'acides aminés ...	31,2 %	28,0 %
NaCl	14,8 %	8,3 %
NH ₄ Cl	10,3 %	10,3 %
pH	5,2	4,7

Présentées à l'état liquide, elles sont entièrement miscibles à l'eau.

Quant à la spécialité C d'origine métropolitaine, obtenue en partant de levures et de composition indéterminée, elle est livrée à l'état de poudre mouillable entrant facilement en suspension dans l'eau. Sa teneur en acides aminés et dérivés paraît être plus élevée que celle des précédentes spécialités, mais elle n'a pu être déterminée. Seul son pH a pu être mesuré, il s'établissait à 6,50 pour une suspension à 10 p. 100.

L'attraction exercée respectivement par ces trois formules à l'égard de la mouche, comparativement à la solution de phosphate biammonique et l'eau de son ammoniacale fut déduite de renseignements réunis dans le tableau II, donnant les captures procurées par chacune des préparations mises à l'épreuve, dans une orangerie de la Mitidja, à l'automne 1957.

TABLEAU II

Prises de cératites obtenues à l'aide de 5 formules dont 3 hydrolysats de protéines.

Produits éprouvés	Dosages	Importance des prises cumulées du 15 octobre au 31 décembre 1957	Pourcentage de chaque prise par rapport au total
Hydrolysats de protéines A	0,6 %	123	21,54 %
Hydrolysats de protéines B	0,6 %	142	24,86 %
Hydrolysats de levure C	0,6 %	112	19,61 %
Eau de son ammoniacale	5 — 5 — 3 %	120	21,51 %
Solution de phosphate biammonique .	3 %	74	12,95 %

A la suite de ces essais, le choix a porté sur la spécialité américaine B, en raison de sa facilité d'utilisation, de son action attractive et de son prix de revient. Toutefois, l'approvisionnement en ce produit s'étant heurté à des délais de livraison dépassant les marges compatibles avec les exigences de l'expérimentation, il a été nécessaire de recourir à la production française comme nous l'indiquerons ultérieurement (spécialité désignée par la lettre D).

Les propriétés phytotoxiques de ces substances ont également pu être appréciées au cours d'expérimentations conduites en 1956 et 1957 sur diverses variétés de *Citrus*. Appliquées à des doses de 0,5 à 2,5 p. 100 dans des bouillies insecticides, elles n'ont jamais été à l'origine d'actions préjudiciables notables, quels qu'aient été les moyens d'épandages utilisés, avec des quantités de bouillie de l'ordre de 75 l/ha pour la concentration la plus élevée et de 2400 l/ha pour la teneur la plus faible. Ces constatations laissaient espérer que des bouillies obtenues en partant des mêmes constituants, mais plus concentrées et épandues de façon très homogène en quantité nettement plus réduite par hectare, ne détermineraient aucune altération de la végétation ni des fruits, bien que les traitements eussent à intervenir, pour ces derniers, pendant une période de grande sensibilité. Néanmoins, comme nous le verrons, les bouillies devaient faire l'objet d'un essai préalable quelques jours avant le déclenchement des applications à l'occasion d'un traitement entrant dans le cadre de l'expérimentation projetée.

Ces différentes notions ont été prises en considération pour déterminer le choix de la formule s'adaptant le mieux aux conditions de l'expérimentation.

La composition de l'appât insecticide retenu dès l'origine fut la suivante :

Malathion : 0,500 kg de M. A.

Hydrolysats de protéine : Spécialité A ou B : 0,900 kg.

Eau : Quantité suffisante pour 10 l.

Cette formule dérive d'expérimentations antérieures inspirées des données publiées par STEINER L. F. aux Hawaï et qui ont localement conclu favorablement du double point de vue insecticide et phytotoxique ⁽¹⁾.

La quantité de cette bouillie à répandre à l'ha a été fixée à 10 litres.

Sans doute, l'expérimentation projetée nécessitait la généralisation d'une formule unique composée de produits identiques préalablement expérimentés. Toutefois, en raison des difficultés rencontrées à l'occasion de l'approvisionnement en insecticides et en attractifs, il est apparu

(1) Résultats d'études et expérimentation obtenus en 1956 et 1957 par la Station de Zoologie Agricole, de phytopathologie et de phytopharmacie d'Alger 1956, 46-51, 1957, 61-88.

nécessaire, dès le début, de recourir à diverses spécialités dont certaines n'avaient pu subir l'épreuve d'essais préalables.

Ainsi trois spécialités de malathion émulsionnables titrant 50 p. 100 de matière active, dont une désodorisée, sont retenues.

De même 4 spécialités d'attractifs à base de protéines ou de levures hydrolysées sont utilisées, dont les trois citées plus haut, une quatrième d'origine française retenue en raison de son prix de revient et de la matière première (gluten) choisie pour sa préparation (spécialité D).

Pour contrôler l'action des nouvelles substances, il fut décidé, dans le but de compléter les observations relevées pendant l'expérimentation, de les soumettre à une épreuve particulière, prenant pour bases l'attraction exercée par les diverses formules utilisées ainsi que l'action insecticide et phytotoxique de ces dernières dans des parcelles restreintes.

2° Procédés accessoires de lutte.

Outre la méthode de lutte utilisant les appâts toxiques, d'autres procédés ont été retenus comme moyens accessoires, dans le but de détruire des foyers limités mais dont l'importance était jugée en mesure de fausser l'homogénéité des conditions indispensables à la réussite de toute opération dont l'appréciation des résultats utilise, du moins en partie, les méthodes comparatives.

Le choix a porté sur les procédés suivants :

— traitement du sol à l'aide de dieldrine en concentration dans l'eau à raison de 5 kg/ha de matière active et de 1 000 l/ha de liquide ;

— traitement de la frondaison des arbres et taillis à l'aide de DDT en suspension dans l'eau à raison de 0,025 kg de matière active dans 10 litres d'eau par sujet traité.

3° Moyens d'application.

Pour l'application des appâts utilisés par la méthode essentielle retenue, les volumes à épandre à l'ha étant fixés à 10 l, l'emploi du matériel aérien s'imposait. Il convenait de choisir entre l'avion et l'hélicoptère.

L'appel d'offres lancé n'ayant obtenu qu'une réponse proposant un hélicoptère, cet appareil fut retenu sans qu'il ait été nécessaire de procéder à un choix quelconque.

Pour la mise en œuvre des procédés accessoires, un pulvérisateur mécanique à grand travail a été employé à une pression de 20 kg/cm² de pression au jet.

D. — CHOIX DES MOYENS DE CONTROLE DESTINÉS A SUIVRE L'ÉTAT DE CONTAMINATION DES PLANTATIONS SOUMISES A L'EXPÉRIMENTATION

Bien qu'en Mitidja, l'échelonnement type de contamination des plantations de *Citrus* par la Cératite soit connu, il était nécessaire de rechercher le moyen de suivre cet état dans le temps, afin de fixer la date la plus favorable au déclenchement des traitements, ainsi qu'à leur renouvellement. Il convenait que ce contrôle s'effectuât sur toute la surface soumise à l'épreuve en modifiant le moins possible les conditions de l'opération ainsi que le degré de contamination.

La capture des mouches par des substances attractives fut retenue à cet effet comme base d'informations, mais le choix de l'attractif a nécessité la prise en considération des résultats fournis par de nombreuses expériences effectuées antérieurement, dans la région.

En Mitidja, comme dans tout le bassin méditerranéen, l'attractif bénéficiant de la plus grande faveur est la solution de phosphate biammonique à la dose de 2 à 5 p. 100. Cette solution relativement spécifique à l'égard de la Cératite des deux sexes est de préparation commode et d'un prix de revient peu élevé. Elle donne satisfaction aux planteurs au titre de la signalisation, mais rarement comme moyen de protection des plantations. D'ailleurs, son intensité et sa constance attractives sont actuellement dépassées par d'autres substances. En outre, son pouvoir s'exerce à de faibles distances, ce qui doit être corrigé en multipliant le nombre de pièges. Enfin, ses propriétés sont fortement influencées par les variations de température.

Ces divers inconvénients l'ont fait éliminer d'emblée.

D'autres substances ou mélanges tels l'eau de son ammoniacale, la solution sodique d'urée, la composition sucrée et ammoniacale de levures, les solutions ou suspensions d'hydrolysats de protéines et de levures, d'une attraction nettement plus élevée, notamment au début de l'automne, ont été également écartées pour les diverses inconvénients que présentent leur préparation et leur emploi ainsi que pour la faible distance à laquelle s'exerce leur action.

L'essence de graines d'angélique est apparue rapidement comme convenant le mieux à l'usage envisagé. Cependant, son prix de revient élevé et la difficulté de s'en procurer a fait penser à son remplacement par des succédanés, notamment les esters isopropylique et butylique sec. du 6-méthyle-3-cyclohexène-1-acide carboxylique. Or, comme des expériences antérieures, dont les résultats sont rapportés au tableau III, ont démontré la supériorité de l'essence, celle-ci a été retenue en définitive.

Ce choix a également été influencé par l'importance de la portée attractive du produit. Aucune vérification de cette propriété n'a pu être faite, mais les intervalles respectés entre les pièges utilisés dans la parcelle traitée ont été nettement inférieurs à la portée signalée par les travaux américains et hawaïens.

TABLEAU III

Prises effectuées en 1957 dans une orangerie du 12 octobre au 31 décembre avec trois substances spécifiques des mâles.

Produits	Importance des prises effectués			Pourcentages de chaque prises par rapport à la totalité		
	♂	♀	Total	♂	♀	Total
Huile de graines d'angélique	261	2	263	46,85 %	1,23 %	36,57
Ester isopropylique du 6-méthyl 3-cyclohexene 1-acide carboxylique	98	1	99	18,59 %	0,61 %	13,57
Ester butylique sec. du 6-méthyl 3-cyclohexene 1-acide carboxylique	159	1	160	28,54 %	0,61 %	22,25
Eau de son ammoniacale .	22	155	177	3,94 %	97,67 %	24,61
Eau naturelle	17	3	20	3,05 %	1,85 %	2,78

Cet attractif présente, par rapport à tous ceux expérimentés, l'avantage de marquer une très grande sélectivité à l'égard des mâles. Dans ces conditions, son emploi à l'automne dans les orangeries qui sont contaminées de l'extérieur, réduit au minimum les risques de diminuer le nombre de piqûres, dont les femelles sont responsables. Il réduit également dans la plus faible mesure l'importance des pontes, car les femelles rencontrées dans les orangeries à l'automne sont pour la plupart gravides et la majorité y pénètre alors qu'elles sont en état de pondre.

Ce produit a cependant soulevé des difficultés en raison de l'impossibilité de se procurer sur place et rapidement des pièges adaptés à son usage, ainsi que celle d'obtenir en temps voulu les quantités d'insecticides volatils et notamment le phosphate o.o. diméthyl 2.2 dichlorovinyl ou de carbamate diméthyl 5 (2-méthyl 1- phényl pyrazolyl) dont l'utilisation est préconisée simultanément.

Pour remédier à ces insuffisances, il a été décidé d'employer des gobe-mouches en verre d'un type couramment rencontré en Afrique du Nord, mais aménagés spécialement. Sous le bouchon a été placée une mèche de coton de 1, 5 cm de diamètre et longue de 5 cm, sur laquelle ont été déposées, chaque semaine, 6 gouttes au début puis 10 gouttes d'essence de graines d'angélique. En outre, pour remplacer l'insecticide volatil, ces pièges furent simplement garnis d'eau dans la couronne habituellement réservée au liquide, afin de noyer les prises et les empêcher de s'échapper.

Ces pièges ont été répartis à une densité approximative de 1 par ha de plantation de *Citrus*.

Installés début septembre 1958, ils ont été laissés sur place jusqu'à la fin de l'année. En principe ils devaient être visités par les exploitants toutes les 48 heures et les renseignements recueillis centralisés au siège du Service, mais comme nous le verrons, ces consignes ne furent pas toujours appliquées, ce qui enlève à la courbe de contamination, tracée en partant des prises enregistrées, toute la rectitude désirable.

E. — TESTS RETENUS POUR L'APPRÉCIATION DES RÉSULTATS.

Aussi discutables soient-ils les seuls tests retenus ont pris pour bases :

a) L'importance des prises effectuées par les pièges uniformément répartis dans les plantations traitées et témoin. En raison de l'attractif utilisé, les prises devaient être constituées en très grande majorité par des mâles, mais il a été admis que les variations supportées par le nombre d'individus de ce sexe étaient à peu près identiques à celles du contingent des femelles, et en conséquence proportionnelles à la population entière.

Toutefois, comme nous le verrons, la climatologie possède des répercussions sensibles sur l'importance des prises effectuées et fausse momentanément les indications recueillies.

b) Les pourcentages de fruits reconnus piqués en cours de campagne et à la récolte.

A cet effet, il a été nécessaire d'écarter de nombreux accidents confondus avec les piqûres de Cératites, et notamment les chromatomorphoses déterminées par diverses Punaises, Ciccadelles et même par le *Myelois ceratoniae* ZELL. alors qu'il a profondément pénétré l'albugo du fruit.

Il est cependant à noter que ce dernier test n'a pu être appliqué que sur des lots d'importance réduite, choisis en raison de la sensibilité de la variété des fruits qui les composaient.

II. — EXÉCUTION DES OPÉRATIONS ET RÉSULTATS OBTENUS.

1^o Contrôle de la contamination.

a) Grande parcelle expérimentale.

Comme il a été dit précédemment le contrôle de la plantation a été réalisé au moyen de globe-mouches ordinaires amorcés avec de l'essence de graines d'angélique, renouvelée tous les 8 jours, à raison de 6 gouttes par piège au début et de 8 à 10 à compter du 25 septembre.

L'installation des pièges a débuté le 20 août pour se terminer le 5 septembre. Intéressant seulement les plantations de *Citrus*, elle a été faite à raison d'un appareil par hectare, installé sur le côté sud de la frondaison de l'arbre choisi à une hauteur d'environ 1,50 m.

720 gobe-mouches sont utilisés dans ces conditions, mais 667 seulement ont servi aux observations pendant la période la plus critique.

L'observation des captures a débuté le 27 août dans une exploitation pour s'étendre progressivement le 20 septembre à la totalité du secteur. Elle s'est poursuivie jusqu'au 31 décembre pour de nombreuses exploitations mais il est à noter qu'elle a été interrompue dès le 10 octobre par un exploitant détenant une surface importante, puis successivement par d'autres après le 27 novembre.

Selon les instructions données, les observations devaient être opérées chaque quarante-huit heures, mais les responsables de ces opérations, contrariés par le temps, les irrigations ou pris par d'autres occupations ont rarement pu suivre la cadence indiquée. Des intervalles variables en durée et quelquefois très étendus ont été trop souvent observés. Ils ont conduit, pour la représentation graphique des prises, à une méthode particulière d'estimation.

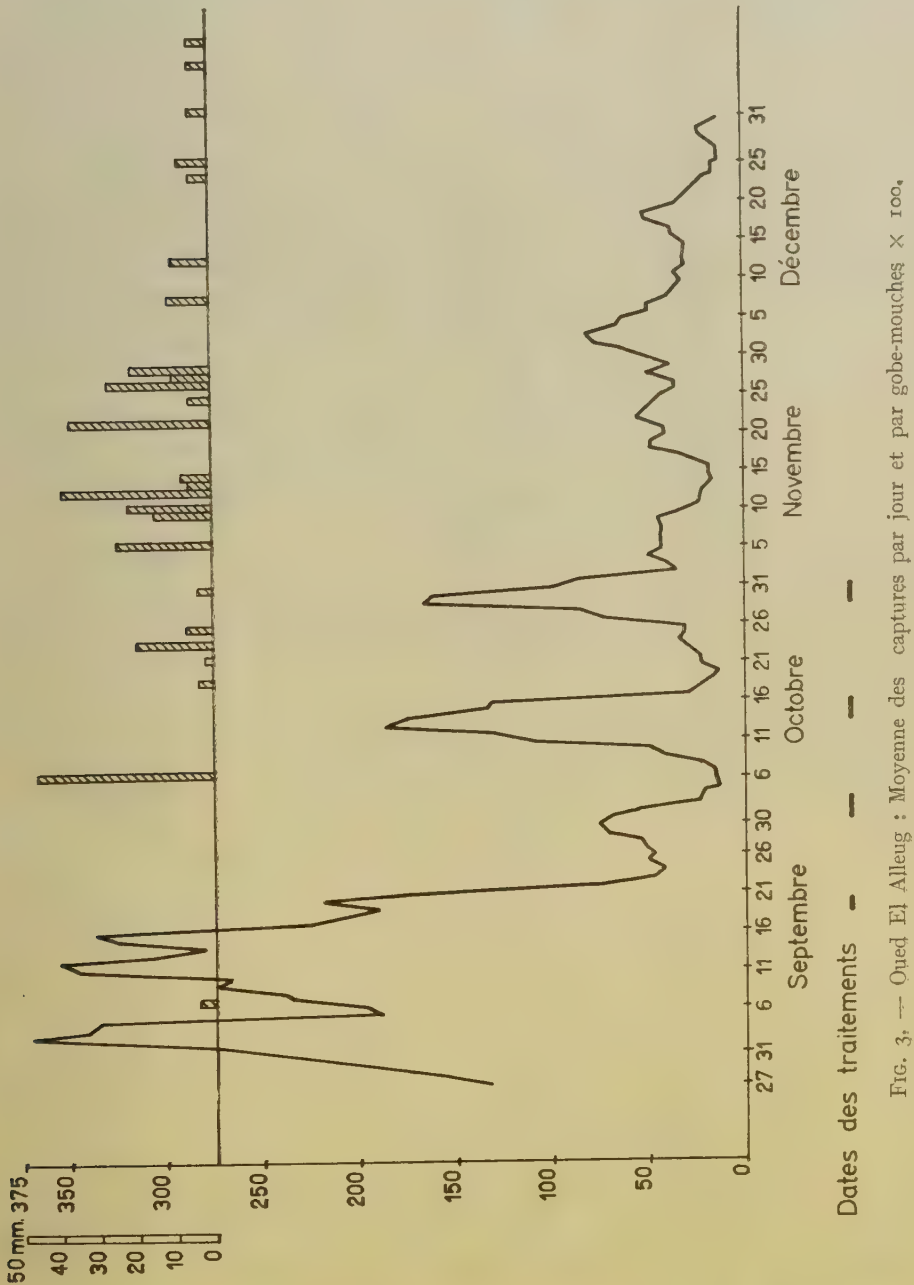
Ainsi, pour une prise totale P effectuée après un intervalle de 5 jours les captures sont ramenées à un jour en divisant P par 5 et le résultat est retenu pour chacun des jours de l'intervalle.

Pour connaître l'importance des captures réalisées sur la totalité de la parcelle expérimentale, les prises ramenées à un jour dans toutes les exploitations sont additionnées et, dans le but d'obtenir des renseignements comparables dans le temps, quel que soit le nombre de pièges en action, la prise effectuée par un seul gobe-mouches est calculée en divisant le total précédent par le nombre de pièges en action le jour pris en considération.

C'est ce dernier chiffre porté au centuple qui est pris journallement, pour base de l'établissement des graphiques ci-joints.

Cette manière d'opérer conduit à des chiffres comparables pour toute la période, mais, en raison de l'irrégularité des intervalles observés dans les diverses exploitations, les indications qu'elle fournit ne possèdent pas toute la précision désirable. Ainsi, dans le cas d'événements freinant ou stimulant l'activité de l'insecte, des décalages sont enregistrés entre la cause et l'effet. En particulier la représentation graphique reproduit le plus souvent les variations enregistrées par le nombre de prises avec un retard de 24 à 48 heures par rapport à l'intervention des causes les ayant déterminées. De même le trop grand étalement des intervalles séparant deux observations est à l'origine d'une atténuation des différences, lesquelles ont cependant leur importance dans l'interprétation des réactions biologiques.

Les prises réalisées dans la grande parcelle sont traduites par le graphique de la fig. 3.



b) Station expérimentale de Boufarik.

L'installation des pièges a été beaucoup plus tardive que dans la parcelle précédente. Elle a été réalisée dans la journée du 12 septembre, à l'aide de 23 pièges installés et amorcés suivant les indications fournies ci-dessus.

Dans cette exploitation, les instructions données au sujet des observations ont été strictement suivies, aussi les inconvénients antérieurement signalés à propos de la représentation graphique sont très atténués. De

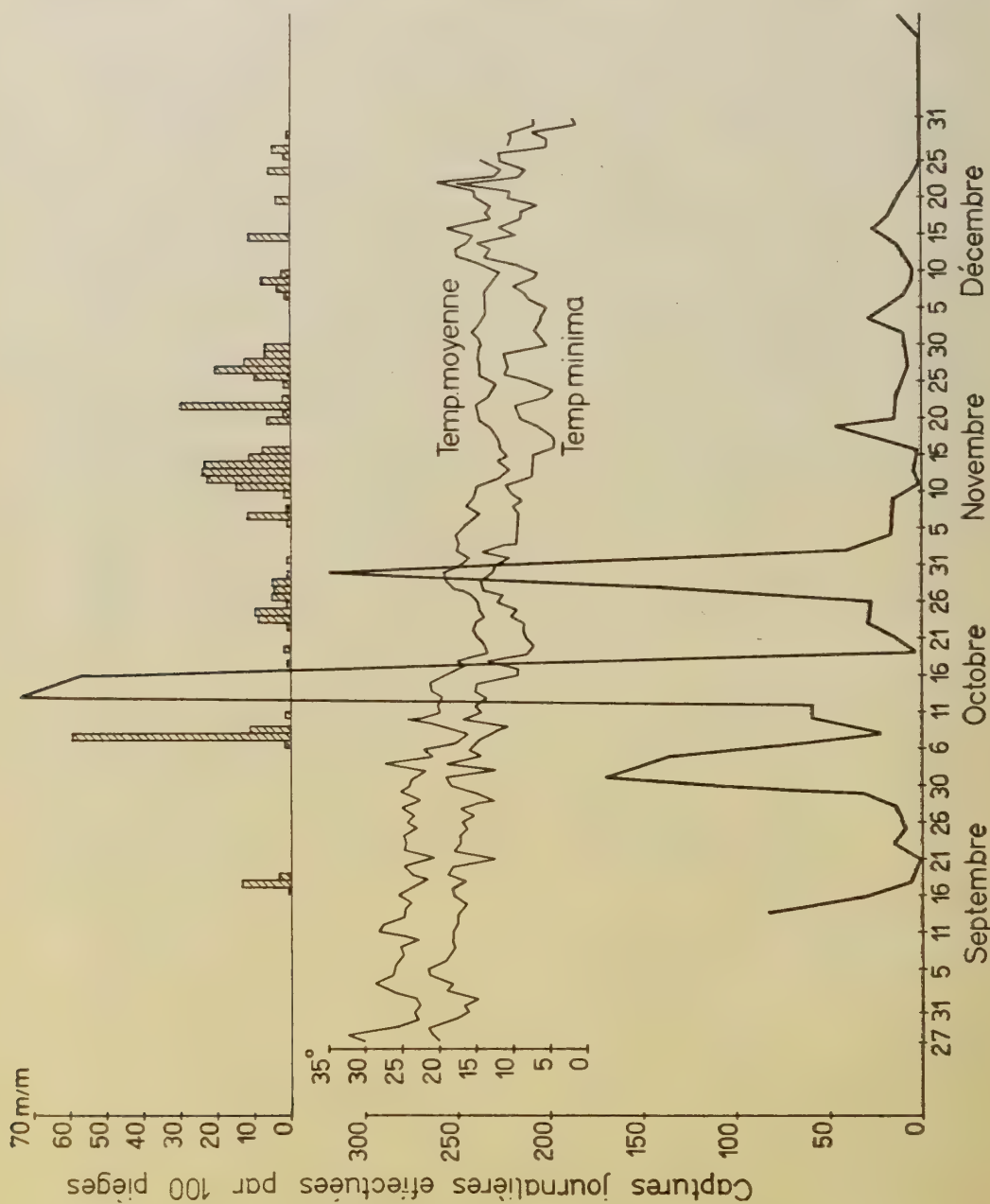


Fig. 4. — Boufarik : Moyenne des captures par gobe-mouches et par jour $\times 100$.

plus, la superficie de cette station étant restreinte, les températures enregistrées par un poste météorologique établi sur place ont été prises en considération.

Les prises effectuées sur cet établissement durant la campagne, arrêtées au 31 décembre 1958, ont servi à l'établissement du graphique (fig. 4).

c) Parcelle témoin non traitée.

L'installation des gobe-mouches dans les conditions sus-indiquées, terminée le 1^{er} septembre, a fourni des renseignements réguliers depuis cette date jusqu'au 10 décembre, permettant, comme à la Station de Boufarik de suivre d'assez près l'activité des adultes. Néanmoins, cette parcelle ayant bénéficié des deux derniers traitements, le graphique (fig. 5), établi en partant des prises qui y ont été opérées, reflète seulement l'état naturel de contamination de la région jusqu'au 14 octobre. De plus, comme nous le verrons, même pendant cette première période, l'emplacement proximal de la parcelle expérimentale y a déterminé des répercussions à l'époque des deux premiers traitements.

2° Application des traitements.

a) Traitement à base d'appâts insecticides.

Selon le plan adopté dès le début, en déduction des nombreuses expérimentations poursuivies régulièrement depuis 1946, le premier traitement était prévu pour une date coïncidant avec l'amorce de l'apparition des premiers symptômes de la maturité apparente des fruits les plus précoces et les plus sensibles. En l'occurrence ce sont les satsumas, les oranges Thompson Navel et clémentines qui ont servi de test.

Le 10 septembre, les informations recueillies ont permis de fixer le début des opérations au 18 suivant, mais au préalable il convenait de procéder au réglage de l'appareil.

Cette opération eut lieu à la Station de Boufarik.

Le débit de la rampe de pulvérisation de l'hélicoptère, agissant sur une largeur de 13 mètres, fut réglé à 17 l 5 minute, ce qui, à une vitesse de 80 km/h, vitesse moyenne adoptée par l'appareil, en cours de traitement, correspondait, à un débit très voisin de 10 l/ha. Les gouttes obtenues sur plaque de verre depuis une altitude de 10 m mesuraient, pour les plus grosses, 2 mm de diamètre et leur répartition sur les 13 mètres de largeur pris comme base de calcul est apparue régulière.

Cette mise au point a été réalisée le 14 septembre 1958 à la Station Expérimentale de Boufarik qui a bénéficié, ce même jour, d'un traitement complet utilisant 180 litres d'appâts insecticides.

Pour fixer le rythme d'application des traitements, aucune donnée précise ne pouvait être tirée des travaux étrangers. La documentation américaine recommande de procéder à la répétition des traitements tous les 8 à 10 jours en raison de la durée nécessaire à la femelle de *Cératite* pour atteindre sa maturité sexuelle, durée qui varie suivant la même source de 7 à 9 jours dans des régions où l'insecte est combattu.

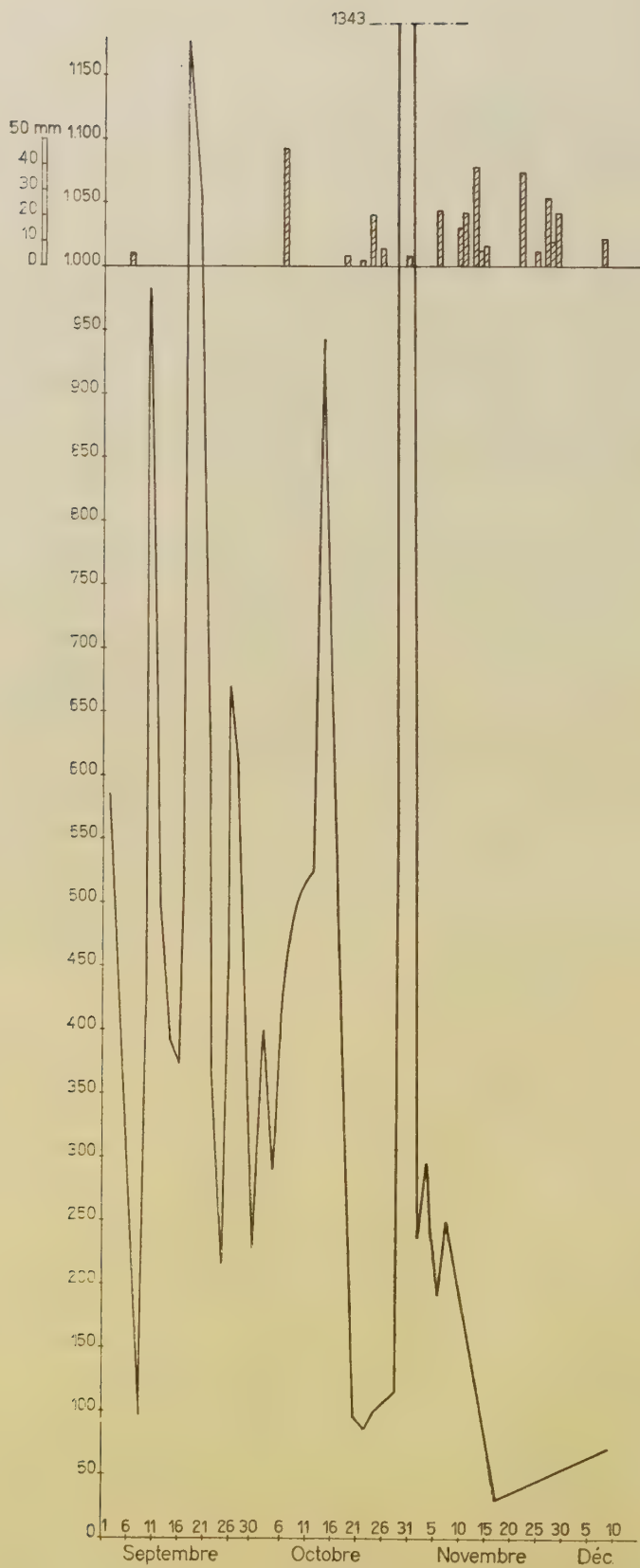


FIG. 5. — Perriquet El Alleug :
Moyenne des captures par gobe-mouches et par jour $\times 100$ « non traité ».

Dans les conditions de l'expérimentation entreprise ici, la notion de maturité sexuelle est d'intérêt secondaire, car, dans les orangeries les individus à combattre proviennent de l'extérieur et, d'âges variés, sont en majorité en état de poudre. D'autre part, le but principalement visé est l'éviction des piqûres de fruits.

L'expérimentation locale pratiquée antérieurement sur de faibles étendues, avec des bouillies comparativement très diluées, ne pouvait non plus donner des indications certaines. Selon les résultats qui en dérivent, les pulvérisations d'appâts toxiques perdent leur efficacité après environ une semaine, ce qui est loin des indications fournies par les auteurs américains, lesquels en évaluent la persistance jusqu'à 3 semaines. Il est vrai que ces derniers renseignements concernent les bouillies concentrées.

Au départ il n'a donc pas été possible de définir un programme précis. Il a été seulement prévu de régler la cadence des traitements d'après les renseignements fournis par les pièges et, pour évaluer le prix de revient de l'opération, les intervalles ont été estimés temporairement à 10 à 12 jours.

En cours d'opérations, les difficultés rencontrées à l'occasion de l'utilisation de l'hélicoptère, difficultés davantage dues aux pannes

TABLEAU IV

Dates des traitements successifs et quantités de bouillies employées.

Dates des traitements	Quantités totales d'appâts appliquées	Superficie traitée	Quantités d'appâts à l'ha
I. — Parcelle expérimentale.			
19-20 septembre	5444 I	1,200 ha. (environ)	4.53
30-9 et 2/10	7400 I	697	10.61
14-15 et 16/10	7200 I	697	10.32
29-30 et 31/10	7750	697	11.11
II. — Station de Boufarik.			
14.9	180 I	16 ha	11.25
20.9	200 I	16 ha	12.50
16.9	190 I	16 ha	11.87
21.10	180 I	16 ha	11.25
III. — Parcelle témoin.			
16.10	150 I	13 ha	11.53
31/10	140 I	13 ha	10.76

mécaniques de cet appareil qu'aux conditions météorologiques, n'ont pas toujours permis de traiter à l'époque la plus favorable et avec la célérité désirable (tableau. IV).

L'examen de ces renseignements laisse apparaître une différence marquée entre la superficie de la grande parcelle expérimentale traitée

les 19 et 20 septembre et celle réservée aux trois autres époques. L'explication en est la suivante :

Lors du premier traitement, il a été jugé utile de combattre l'insecte sur la parcelle expérimentale entière afin de le détruire dans tous ses refuges possibles, d'une part, et d'apprécier l'effet résultant de l'application d'une dose à l'ha réduite approximativement à 50 p. 100 de celle prévue, d'autre part.

La proportion des composants des bouillies adoptées et la nature des spécialités employées ont par ailleurs sensiblement varié.

Elles ont été exactement les suivantes pour les divers traitements :

Traitement du 13-9 :	
Hydrolysats de protéines (A).....	9 l.
Malathion à 50 %.....	9 l.
Eau.....	82 l.
Traitement du 18 et 20-9 :	
Hydrolysats de protéines (A ou C).....	9 l. ou 9 kgs
Malathion à 50 %.....	10 l.
Eau.....	81 l.
Traitements des 14, 15, 16, 21, 30 et 31-10 :	
Hydrolysats de protéines (D).....	6,7 kg
Malathion à 50 %.....	10 l.
Eau.....	Q. S. pour 100 l.

La modification importante apportée au dosage des hydrolysats de protéines utilisés pour les traitements du mois d'octobre a, pour origine, la plus grande concentration en acides aminés de la spécialité D et son état pulvérulent.

La mise en œuvre de ces diverses opérations a nécessité l'utilisation de l'hélicoptère pendant 41 h 50' qui se répartissent, comme suit, entre les divers traitements :

Traitement du 13 septembre.....	1 h 50
Traitements des 18 et 20 septembre.....	7 h 45
Traitements des 20/9 et 2/10.....	9 h 35
Traitements des 14, 15, 16/10.....	12 h 40
Traitements des 29-30 et 31/10.....	10 h 00
Total.....	41 h 50

Compte tenu du volume de liquide utilisé (28 834 l) une quantité de 11,48 l a été répandue à la minute. Pour être exact, quant à la surface couverte à l'unité de temps, il convient de faire une distinction entre le traitement des 18 et 20 septembre de la parcelle expérimentale appliquant la pulvérisation par bandes équidistantes sur approximativement la moitié de la parcelle entière et tous les autres exécutés sur les plantations de *Citrus* uniquement.

Dans le premier cas la surface couverte à la minute a été de 2 ha 58 pour une quantité de liquide de 11,70 l et, dans le second, de beaucoup le plus général, de 1 ha 06 avec 11,43 l.

Il est à noter enfin, que les temps d'utilisation d'hélicoptère comprennent ceux employés aux traitements et ceux nécessités par les déplacements entre bases, l'aérodrome de Maison Blanche compris.

b) Traitements secondaires.

Ils ont été rarement appliqués et toujours sur des surfaces très restreintes.

En septembre, une plantation de poiriers d'un ha environ et dont la récolte était fortement contaminée par la Cératite a subi un traitement du sol à la dose de 5 kg. de dieldrine à l'hectare.

D'autre part, à la fin du même mois, un verger familial d'une centaine d'arbres divers a été soumis à l'application de bouillies au DDT entraînant la consommation de 5 kg de DDT mouillable à 50 p. 100 de produit technique.

3° Contrôle de l'efficacité.

a) Contrôle exercé dans la parcelle expérimentale et à la Station de Boufarik.

Les comptages n'ont pu être nombreux ; de plus, effectués avec le maximum de soins, ils ont exigé un temps relativement long. Enfin, lorsque des symptômes de piqûres atypiques étaient observés, ils faisaient l'objet d'examen poussé en laboratoire. C'est ainsi que dans la parcelle expérimentale, de nombreux fruits présentant des taches suspectes, laissant supposer l'intervention de la Cératite, se sont révélés avoir une toute autre origine.

Ces contrôles ont été appliqués uniquement sur les fruits appartenant à des variétés sensibles aux piqûres (tableau V).

TABLEAU V

Pourcentage des fruits piqués relevés dans la parcelle expérimentale et la Station de Boufarik.

Date des contrôles	Variétés des fruits observés	Nombre de fruits examinés	Nombre de fruits piqués	Pourcentage de fruits piqués
I. — Grande parcelle expérimentale.				
4 novembre.....	Clémentines	1.000	0	0 %
17 novembre.....	Orange Thomson Navel	2.338	2	0.08 %
	Totaux....	3.388	2	0.059 %
II. — Station expérimentale de Boufarik.				
21 novembre.....	Orange Thomson Navel	1.159	18	1.55 %
21 novembre.....	Orange Washington Navel	998	6	0.60 %
1 décembre.....	Clémentine	858	8	0.93 %
4 décembre.....	Orange Hamelin	1.179	17	1.44 %
	Totaux....	4.194	49	1.16 %

b) Attraction des formules utilisées.

Ce test a utilisé la méthode des gobe-mouches mise au point depuis de nombreuses années et qui a servi à comparer les divers attractifs expérimentés.

L'essai entrepris ici comprenait outre les formules précisées ci-dessus, cinq autres quelquefois préconisées. En fait, les compositions ont été mises en parallèle du 28 octobre 1958 au 31 janvier 1959 et les captures obtenues par chacune, durant cette période, font l'objet du tableau V.

TABLEAU V

*Attraction exercée sur la mouche par diverses formules
durant la période du 28 octobre 1958 au 31 janvier 1959.*

Composition et dosage des formules	Nombre de mouches capturées	Pourcentage de chaque capture par rapport au total
1. — Hydrolysats de protéines D..... 0,6 %	55	15,62
2. — Hydrolysats de protéines D..... 0,6 %		
+ Malathion 50 % émulsion 0,9 %	57	16,19
3. — Hydrolysats de protéines D..... 0,6 %		
+ Malathion 50 % désodorisé émulsion 0,9 %	49	13,92
4. — Sucre..... 5 %		
+ Malathion 50 % désodorisé émulsion.. 0,9 %	5	1,42
5. — Hydrolysats de protéines D..... 0,6 %		
+ Malathion 20 % mouillable..... 2,25 %	43	12,21
6. — Hydrolysats de protéines D..... 0,6 %		
+ Malathion 20 % désodorisé mouillable 2,25 %	42	11,93
7. — Sucre..... 5 %		
+ Malathion 20 % désodorisé mouillable. 2,25 %	36	10,22
8. — Sucre..... 5 %		
+ Malathion 20 % mouillable..... 2,25 %	56	15,90
9. — Sucre..... 5 %		
Ester diméthylque de l'acide oxytrichloro-ethanophosphorique (spécialité à 50 %).. 3 %	7	1,98
10. — Hydrolysats de protéines D..... 0,6 %		
+ Ester diméthylque de l'acide oxytrichloro-ethanophosphorique (spécialité à 50%) 3 %	2	0,56

La formule 2 qui procure la plus forte attraction contient les mêmes composants que celle retenue pour les 2 derniers traitements de l'expérimentation et, en particulier, les hydrolysats de protéines D d'origine française dont l'épreuve n'avait pu être tentée antérieurement.

Ce tableau indique également que les propriétés attractives des hydrolysats de protéines ne sont pas modifiées par l'émulsion de malathion employée alors qu'elles sont amoindries par les poudres mouillables expérimentées.

Il permet également de constater que la désodorisation du malathion n'est pas à recommander, qu'il s'agisse d'émulsions ou de poudres mouillables.

e) **Efficacité des formules appliquées en pulvérisation
dans une parcelle expérimentale réduite.**

Une parcelle d'orangerie située à Sidi Moussa fut aménagée pour éprouver 5 formules différentes, répétées 5 fois. Les parcelles particulièrement exigües comportant 9 arbres chacune, ont été traitées à deux reprises le 5 et le 14 novembre.

Les résultats obtenus sont exprimés en pourcentages de fruits piqués et de piqûres portés au tableau VI.

TABLEAU VI
*Efficacité de 5 formules d'appâts toxiques
appliqués dans une orangerie.*

Formules utilisées et doses appliquées à l'ha.	Total des fruits examinés	Pourcentage de fruits piqués	Pourcentage de piqûres
2 — Hydrolysats de protéines D..... 1 kg. { + Malathion 50 % désodorisé émulsion 0,900 {	1,730	2,48	5,66
2 — Hydrolysats de protéines D..... 1 kg. { + Malathion 50 % émulsion 0,900 {	1,509	2,25	3,64
3 — Hydrolysats de protéines D..... 1 kg. { + Malathion 20 % poudre mouillable . 0,9 kg {	1,071	9,43	26,70
4 — Hydrolysats de protéines D..... 1 kg. { + ester diméthylque de l'acide oxytrichloro- ethanophosphorique (spécialité à 50 %). 3 kg. {	1,295	4,67	14,71
5 — DDT 50 % poudre mouillable..... 5 kg.	1,217	4,11	12,08
6 — Témoin non traité.....	1,923	6,97	16,21

Les chiffres indiqués au tableau VI montrent également que les meilleurs résultats sont obtenus à l'aide du mélange d'hydrolysats de protéines D et de malathion émulsion ordinaire ou désodorisé, ce dernier se classant très près du précédent. Il est cependant à noter que dans cet essai le malathion en poudre mouillable a été utilisé à une dose deux fois et demie plus faible que celle du malathion émulsion. Cette erreur a certainement influencé sérieusement son efficacité.

D'autre part cette expérimentation entreprise tardivement ne tient pas compte des piqûres enregistrées avant le 5 novembre, époque du premier traitement, ce qui très certainement fausse pour une part les résultats.

III. — PRIX DE REVIENT DE L'OPÉRATION.

Habituellement, une opération de lutte, menée sous la forme expérimentale, peut difficilement servir de base à l'établissement du prix de revient d'un traitement. Néanmoins, celle-ci ayant été appliquée sur une

surface étendue en utilisant des moyens et des méthodes susceptibles d'être adoptés en citriculture, peut cependant fournir, à ce sujet, des renseignements utilisables par la pratique, en ajoutant aux dépenses réelles le coût estimé des charges et travaux obtenus gratuitement de l'Administration et des producteurs.

Les sommes consenties au profit de l'opération ont été les suivantes :

6 700 000 fr. par le budget de l'Algérie,

1 000 000 fr. par l'Union des syndicats des producteurs d'agrumes,
soit au total

7 700 000 francs.

Ces ressources ont été utilisées comme suit :

I. — *Achat de matériel et produits.*

750 gobe mouches et bondes	60.000 fr.
Insecticide :	
2.691 litres à 1.260 {	
600 litres à 1.375 }	4.203.060 fr.
Hydrolysats de protéines :	
1.249,05 l à 377 fr le l {	
120 l à 427 fr 50 le kg }	732.310 fr.
1.040 kg à 103 fr le kg }	
Essence de graines d'angéliques 5 l.....	450.000 fr.

II. — *Locations d'hélicoptère. 42 h à 46 000 fr. : 1 931 999 fr.*

III. — *Main d'œuvre.*

Primes aux ouvriers chargés de la surveillance des pièges	125.000 fr.
Salaire et indemnités de déplacement d'un agent..	194.335 fr.
	<hr/>
	7.696.704 fr.
Somme non dépensée.....	3.296 fr.
	<hr/>
Total	7.700.000 fr.

Il convient de diminuer ces dépenses du montant des reliquats s'élevant à 1 490 134 fr de produits acquis en vue d'un cinquième traitement qui aurait pu s'imposer dans le cas d'un automne chaud prolongé.

En définitive, le total des dépenses effectives est donc, en gros de :

6 207 000 fr.

Par contre ces travaux ont bénéficié de la gratuité de certaines opérations (prêt du tracteur, personnel de surveillance et d'entretien des gobe-mouches, frais généraux, etc.) qui ne serait pas consentie à une lutte auto-financée et dont la valeur peut être estimée approximativement à 500 000 francs.

Le coût des opérations de lutte engagées pour cette opération expérimentale peut donc être évalué à 6 700 000 francs ce qui par ha de *Citrus* protégé représente une dépense de 9 305 fr, soit, en gros, 2 350 fr par ha et par opération.

IV. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Les résultats obtenus méritent un examen critique qui portera sur les renseignements fournis par les graphiques exécutés en partant des captures obtenues, d'une part, et les pourcentages de contamination enregistrés, d'autre part.

a) **Interprétation des graphiques.**

Pendant l'automne 1958 l'allure de la contamination des parcelles traitées paraît avoir été similaire à celle connue dans d'autres régions de la Mitidja et dont le type peut être fourni par le graphique 1. Bien que le phénomène n'ait pu être entièrement suivi pendant toute la durée de l'expérimentation, en parcelle témoin non traitée, les renseignements recueillis permettent de penser, qu'en l'absence de traitement, la contamination des plantations se serait intensifiée progressivement depuis le début de septembre jusqu'à la fin octobre.

Les graphiques obtenus sont tous très nettement en dents de scie, ce qui ne signifie pas toujours que le degré de contamination des plantations ait suivi les mêmes variations, car l'importance des captures servant de paramètre est étroitement fonction des conditions climatiques influençant l'activité de l'insecte adulte. D'autre part, les captures étant en principe dénombrées toutes les quarante huit heures, la représentation graphique est décalée par rapport à l'intervention des facteurs influents.

En outre, ainsi que nous l'avons vu, le mode de calcul utilisé pour l'établissement des graphiques en atténue le relief et la précision d'autant que les intervalles séparant deux observations sont plus étendus.

Enfin, dans le cas du graphique 4, un autre élément déterminant doit être pris en considération. Il s'agit de l'influence exercée par les pulvérisations d'appâts insecticides sur les parcelles proximales traitées. De nombreux essais antérieurs ont en effet montré qu'en pareil cas, les parcelles traitées aspiraient, à leur profit, les Cératites adultes des secteurs limitrophes. Ce phénomène a contribué dans une large mesure aux chutes du nombre de captures opérées dans la parcelle témoin entre le 21 et le 24 septembre (traitement 18-20) et entre le 29 septembre et le 4 octobre (traitements des 29-30 et 31).

Ces remarques faites, il est plus aisé d'apprécier d'après les graphiques 2, 3 et 4 l'opportunité et l'efficacité des traitements ainsi que leur durée d'action.

Le premier traitement ayant été appliqué à l'époque de l'amorce des caractères de la maturité apparente des variétés les plus précoces, son opportunité n'amène aucune remarque particulière. A cette date une

visite de la plantation n'a permis d'observer que d'exceptionnelles piqûres sur des fruits dont la maturité avait été hâtée pour des raisons d'ordre physiologique.

La deuxième application est intervenue avec le maximum d'opportunité enrayant au départ un nouvel accroissement de la contamination dont le développement apparaît nettement du 29 septembre au 9 octobre sur le graphique 3. Ce dernier, comme on le sait, figure les captures effectuées à la Station de Boufarik où ledit traitement n'a pas été appliqué.

Par contre, la 3^e et la 4^e pulvérisations n'ont pas été exécutées aux dates souhaitables. Elles avaient été prévues pour la 3^e le 10 octobre et pour la 4^e le 26 du même mois, mais l'hélicoptère ayant été à l'époque indisponible, elles sont intervenues l'une du 14 au 16 et l'autre du 30 octobre au 1^{er} novembre. Ces retards sont à l'origine de la remontée des contaminations constatées du 9 au 16 et du 27 octobre au 2 novembre dans la parcelle expérimentale, ainsi que du 26 octobre au 2 novembre à Boufarik et dans la parcelle témoin, celle-ci ayant été soumise aux deux applications.

Ces mêmes graphiques permettent d'estimer respectivement la durée limite d'action d'une application à 9-10-9 et 16 jours pour les 1^{er}, 2^e 3^e et 4^e applications.

Il est à noter, à ce sujet, que le premier traitement n'ayant utilisé en moyenne que 41 53 à l'ha, procure, d'après le graphique une efficacité un peu moins poussée que celle fournie par chacune des deux suivants, mais pratiquement la protection a semblé identique. Il est vrai cependant qu'il a intéressé la totalité de la parcelle et non pas uniquement les plantations d'agrumes, comme ce fut le cas pour les trois autres.

b) Valeur des pourcentages de contamination des fruits.

Les pourcentages de contamination enregistrés s'établissent à 0,059 p. 100 pour la parcelle expérimentale et 1,16 p. 100 pour la Station de Boufarik.

Les résultats obtenus dans la parcelle expérimentale, sans être parfaits sont pleinement satisfaisants du point de vue commercial, même pendant la période où les restrictions métropolitaines sont les plus sévères, car la contamination observée correspond, pour les variétés prises en considération et d'après des travaux antérieurs ⁽¹⁾, à un pourcentage de fruits verveux inférieur à 1 p. 1.000 ce qui, pratiquement, paraît très difficile à surpasser dans un pays envahi par la Cératite.

La différence qui sépare l'importance de la contamination des fruits

⁽¹⁾ FRÉZAL (P.) Nouvelles observations sur le comportement de la mouche méditerranéenne dans les orangeries et sur les moyens de l'y combattre à l'automne. *Compte rendu Ac. Agr. de France* 37, 59-64, 1951.

constatées dans la parcelle expérimentale et dans celle de la Station de Boufarik s'explique, en partie, par l'absence, dans cette dernière, du traitement appliqué à la fin du mois de septembre, ce qui a déterminé un intervalle de 31 jours entre les deux premières applications.

Pourtant si l'on se réfère aux notions acquises antérieurement elle est également en rapport, du moins en partie, avec l'exiguïté relative de la plantation (16 ha) qui, noyée dans un vaste secteur arboricole est normalement sujette à des réinfestations fréquentes et rapides par des femelles gravides.

V. — CONCLUSIONS.

L'expérimentation s'était fixée, comme but essentiel, d'apprécier le bien fondé d'une opinion, émise dès 1957 à la suite d'un premier essai et selon laquelle l'efficacité des appâts toxiques, appliqués contre la mouche méditerranéenne, devait s'accroître avec l'extension et la continuité des surfaces soumises aux opérations.

Les résultats obtenus vérifient pleinement l'hypothèse avancée. Depuis 13 ans que nous procédons régulièrement à l'exécution de programmes expérimentaux destinés à déterminer l'action de produits et de méthodes à l'égard de la cératite, c'est la première fois que nous obtenons un pourcentage de récolte piquée aussi faible (0,059 p. 100) pour des fruits aussi sensibles que les oranges Thomson Navel et les clémentines.

Jusqu'à présent, la meilleure efficacité était régulièrement obtenue avec les pulvérisations à base de DDT et correspondait à environ 2 p. 100 de fruits piqués, soit une contamination 34 fois plus élevée que celle observée à la suite de la présente expérimentation.

Ces simples chiffres sont suffisants pour démontrer la valeur insecticide du procédé mis en œuvre sur des surfaces étendues et continues.

D'autre part, en raison des faibles quantités de bouillies utilisées à l'ha, la méthode s'accommode parfaitement de l'emploi de moyens aériens. Nous avons vu, précédemment, que l'opération, malgré les distances qui séparaient les trois parcelles soumises aux essais a, dans des conditions rencontrées normalement en pratique agricole, permis de pulvériser approximativement un ha d'orangerie à la minute, soit 60 ha à l'heure. Ce résultat obtenu au cours d'un essai est certainement perfectible, mais dans une proportion de 10 à 15 p. 100 tout au plus avec les moyens actuels.

Quant au prix de revient d'une application, il s'établit à un niveau nettement inférieur à celui du coût d'un traitement utilisant les moyens terrestres, surtout si le DDT est retenu comme agent actif. Ce prix qui a été évalué à 2 350 fr. paraît également sujet à réduction en raison des améliorations envisagées précédemment à l'occasion de l'emploi du

matériel aérien et des avantages qui peuvent être obtenus dans le cas de commandes importantes. Enfin le coût des produits peut encore être diminué à la faveur du choix portant sur des matières premières servant à leur fabrication.

Par contre, les appâts toxiques se sont montrés d'une remanence inférieure à celle du DDT maintes fois vérifiée. Cet inconvénient doit être compensé par une augmentation du nombre des applications dans la proportion de 50 p. 100. Malgré cet handicap qui peut évidemment s'atténuer avec la mise au point de bouillies toujours plus attractives et d'une action insecticide plus prolongée, la méthode, telle qu'elle a été utilisée dans cette expérimentation, apparaît plus sûre et moins onéreuse sous réserve que sa mise en œuvre soit renouvelée à compter du 15-20 septembre, tous les 9 à 10 jours jusqu'à l'apparition des températures paralysant l'activité de l'insecte adulte.

Cette opinion est pour l'instant valable que pour préserver la récolte des *Citrus* d'automne et d'hiver. En ce qui concerne les autres productions et plus particulièrement celles des rosacées arbustives, le procédé est certainement suffisamment efficace pour en assurer la protection, sous réserve d'une mise au point préalable concernant la détermination des intervalles à observer entre deux applications. Cependant, comme en pareil cas, ces dernières doivent intervenir obligatoirement alors que la cueillette est entreprise, il est indispensable, avant d'y recourir, d'obtenir une modification de la législation actuelle sur l'emploi des substances vénéneuses en agriculture. Habituellement, de telles dérogations sont difficiles à obtenir mais en l'occurrence, il est permis d'espérer y parvenir en raison des quantités modiques d'insecticides utilisés à l'ha, de la toxicité réduite des substances employées et du taux de bouillies relativement très faible qui souille les fruits.

Il convient encore de noter, que cette méthode présente à l'égard des pulvérisations insecticides l'avantage de respecter l'équilibre biologique régnant dans les plantations. Nulle part, dans les parcelles traitées, des pullulations parasitaires anormales n'ont été observées, seules quelques taches de fumagine de dimensions très réduites d'un intérêt négligeable, se sont manifestées sporadiquement à l'emplacement de l'impact des gouttelettes de bouillie.

Il apparaît à priori que ces applications d'appâts insecticides sont même susceptibles de se concilier avec la lutte biologique dans le cas où elle serait engagée, ce qui est loin d'être négligeable à l'heure actuelle où cette conception trouve constamment un champ d'action plus étendu.

Enfin, pour répondre à une question qui ne manquera pas d'être posée, dès que les résultats de cette expérimentation seront connus, je crois nécessaire de signaler que la méthode peut être mise en œuvre, avec succès, en utilisant l'appareillage terrestre, sous réserve d'être géné-

ralisée à un secteur aussi étendu que possible et d'employer des dosages et des quantités à l'hectare différents de ceux indiqués ici.

Pour terminer, j'adresse mes remerciements à Monsieur le Directeur de l'Agriculture et des Forêts, à Monsieur le Sous-Directeur de la Production Agricole et à M. DEJOUANY, Président de l'Union des Syndicats des Planteurs d'agrumes qui se sont efforcés de mettre à ma disposition les crédits nécessaires au financement de l'opération, à M. BERNARD Jean pour son aimable collaboration, à mes collaborateurs qui ont participé activement à la surveillance des travaux et au contrôle des résultats ainsi qu'à tous les exploitants, pour la confiance qu'ils m'ont accordée, en acceptant de soumettre une récolte, estimée à plus de 300 millions, à l'épreuve d'une méthode nouvelle qu'ils jugeaient révolutionnaire et d'une efficacité discutable.

Reçu pour publication le 16 septembre 1959.

RECHERCHES SUR L'ALIMENTATION DES VERS
BLANCS OU LARVES DE *MELOLONTHA*
MELOLONTHA L.
(COLÉOPT SCARABEIDAE)

PAR

B. HURPIN

Laboratoire de Lutte Biologique, La Minière.

PLAN DU MÉMOIRE

- I. — Introduction.
- II. — Travaux antérieurs.
- III. — Programme et méthodes de recherches.
- IV. — Quantités de nourriture absorbées par le Ver blanc.
- V. — Valeur alimentaire des végétaux. — Essais de laboratoire.
 1. Étude des plantes prairiales.
 - A. Essais de 1954.
 - B. Essais de 1955.
 2. Étude des plantes de grande culture.
 - C. Essais de 1956.
 - D. Essais de 1957.
 3. Discussion des résultats de laboratoire.
- VI. — Valeur alimentaire des végétaux. — Essais parcellaires.
 1. Mode opératoire.
 2. Essai sur huit plantes prairiales.
 - a) Dispositif expérimental.
 - b) Effets sur la végétation.
 - c) Résultats.
 3. Discussion des résultats de plein air.
- VII. — Préférences alimentaires des Vers blancs.
 1. Étude en laboratoire.
 2. Essai en parcelles.
- VIII. — Conclusions.
- IX. — Résumé.

I. — INTRODUCTION

Les « Vers blancs » (ou larves de *M. melolontha*) sont, dans nos régions, l'un des principaux ennemis de l'agriculture, car leurs dégâts, souvent fort importants, ont lieu dans la plupart des cultures.

L'intensité des ravages apparaît liée, à la fois, au nombre des insectes par unité de surface et à la densité, ainsi qu'aux caractères, de la couverture végétale du sol abritant ces insectes.

De tels éléments ont conduit à étudier de plus en plus en détail un « seuil de tolérance », défini par le nombre de Vers blancs par unité de surface que la culture intéressée peut supporter sans présenter de dommages appréciables. Ces recherches portant sur les principales plantes cultivées, ont été abordées récemment, dans divers types de biotopes, notamment en Suisse et en France.

Le seuil de tolérance est naturellement beaucoup plus élevé pour les plantes de prairies, dont les abondantes racines permettent la subsistance d'un grand nombre de larves, que pour les céréales dont l'appareil racinaire est moins dense et, « à fortiori » pour les plantes sarclées, surtout lorsqu'elles sont jeunes, dont les racines isolées sont rapidement détruites par quelques individus. Il est également fonction des possibilités de repousse des racines des plantes atteintes et par suite dépend à la fois de l'espèce végétale, de la fertilité du sol et de la nature du climat.

Les premières données se rapportant aux seuils de tolérance (même si cette expression n'était pas toujours utilisée), seuils dont l'intérêt pour l'agriculture n'est plus maintenant à souligner, ont été établies d'après les observations faites par plusieurs auteurs, en tenant compte de la plus ou moins grande densité des cultures attaquées par les Vers blancs, mais les caractères propres à l'espèce végétale en cause n'étaient pas pris en considération. Autrement dit la première notion de « seuil de tolérance » alors entrevue supposait implicitement que toutes les plantes, indépendamment de leur nature, avaient la même valeur alimentaire, le même pouvoir attractif, pour le Ver blanc et les mêmes facilités de repousse de leurs racines. Ce postulat nous a paru un peu arbitraire et être, pour une part, la conséquence d'une généralisation trop poussée du caractère polyphage des larves de *M. melolontha*. En particulier, il n'est pas évident, *a priori*, que toutes les plantes conviennent aussi bien les unes que les autres pour la nutrition, donc pour la survie et la rapidité de croissance, du Ver blanc et pour une survie des plantes à ses attaques. Au contraire, certaines remarques font penser qu'il peut en être différemment.

Tel est le cas, signalé par de nombreux auteurs, et que nous avons constaté à maintes reprises dans des prairies ravagées par les Vers blancs : de profondes modifications de la flore se produisent et en particulier les Leucanthèmes se mettent très rapidement à proliférer.

Le phénomène en cause peut avoir deux origines, sans exclure d'ailleurs une interaction. Ou bien il s'agit d'une colonisation par les *Leucanthèmes* des espaces de la prairie dénudés à la suite des attaques de Vers blancs ; alors la disparition des autres végétaux crée des conditions d'humidité, d'éclairement, etc. particulièrement favorables à la germination des graines de cette Composée, si bien que dans ce cas l'action des insectes n'est effectivement qu'indirecte. Ou bien il s'agit d'une attaque préférentielle des larves sur les autres plantes prairiales ; les *Leucanthèmes* étant évités, de ce fait, ils prennent rapidement en se développant la place des plantes voisines antérieurement concurrentes, détruites par l'insecte.

En dehors de ces changements spectaculaires de la flore prairiale à la suite d'attaques de fortes populations de Vers blancs des altérations moins visibles mais également très importantes ont été souvent notées. L. HEDIN, par exemple, a signalé en 1947 des différences sensibles de résistance aux Vers blancs, selon les espèces de Graminées, d'une part dans les prairies de la vallée de la Scie (Seine Maritime), d'autre part dans les collections botaniques du Jardin des Plantes de Rouen.

A la suite de ces diverses observations, nous nous sommes proposé, en 1954, d'étudier de façon approfondie l'un des principaux facteurs déterminant la nuisibilité des Vers blancs : l'alimentation de ceux-ci et ses conséquences non seulement pour l'insecte, mais aussi pour la plante hôte. Le travail fut fait en utilisant la technique d'élevage des larves en laboratoire mise au point antérieurement à la Station de Zoologie agricole de Rouen, puis en opérant en parcelles de plein air. Le présent mémoire traitera successivement de ces deux aspects.

L'analyse des données bibliographiques montre que les renseignements notés par les auteurs sur les attaques des végétaux demeurent dans les généralités, d'après des remarques dans la nature, et qu'il y a un manque presque absolu d'informations sur les besoins alimentaires effectifs des Vers blancs. Sur ce point nos connaissances sur la biologie du Ver blanc présentaient un certain retard par rapport à ce qui a été accompli pour d'autres insectes d'intérêt agricole. Il est vraisemblable que cette absence de renseignements sur la nourriture des Vers blancs est liée aux difficultés rencontrées pour l'élevage et l'observation en plein air de ces larves.

Les travaux abordés nécessitaient d'importants moyens matériels et du personnel qualifié, tant pour les essais de laboratoire que pour l'expérimentation en plein champ.

Grâce au bienveillant appui de M. TROUVELOT, Directeur de la Station Centrale de Zoologie, à la compréhension de M. REGNIER, Directeur de la Station de Zoologie Agricole de Rouen, et grâce aux conseils et encouragements de M. GRISON, Directeur du Laboratoire de Lutte Biologique de la Minière, il nous a été possible d'obtenir le personnel

et le matériel nécessaires à la conduite de cette étude, étude commencée à la Station de Zoologie Agricole de Rouen avec la collaboration technique de J. MAILLARD et poursuivie à partir de 1956 au Laboratoire de Lutte Biologique de La Minière près Versailles avec l'aide de B. SERVAIS. Que ces personnes veuillent bien accepter ici l'expression de ma reconnaissance pour m'avoir permis de mener à bien ces recherches.

Je tiens également à remercier l'Institut Technique de la Betterave dont, en particulier, la contribution financière à nos travaux facilita grandement leur réalisation.

II. — TRAVAUX ANTÉRIEURS

Dans les publications consacrées à d'autres problèmes de la vie du Hanneton, les éléments concernant la nutrition des larves de *Melolontha melolontha* ne consistent le plus souvent qu'en observations sommaires faites occasionnellement. Ainsi dans son ouvrage sur le Hanneton, ZWEIGELT (1928), se contente de signaler une préférence des Vers blancs pour les plantes de pépinières, les céréales et les betteraves. La consommation élective de différentes plantes maraîchères : salades, fraisiers, carottes a été rappelée par BLUNCK (1938). D'après le même auteur il existe, par contre, certaines plantes qui sont néfastes au Ver blanc ou paraissent répulsives : Lupin, Ray-Grass, Avoine élevée. De même, REGNIER (1941) mentionne la sensibilité particulière des plantes à racines peu développées : fraisiers, salades, etc.

MAUVE (1932) préconise le sarrasin comme tête d'assolement pour éviter les dégâts de Vers blancs, de bons résultats ayant été obtenus en Pologne en opérant ainsi. Mais ZIMMERMANN (1933) relève des attaques sur les racines du sarrasin et contredit les conclusions de MAUVE : la réduction des populations larvaires est due aux nombreuses façons culturales provoquées par la culture du sarrasin et non à l'influence directe de cette plante.

La même contradiction oppose KRUGER et ZIMMERMANN au sujet du Pavot. Pour celui-ci cette culture est nocive aux larves et les femelles n'y pondent pas, tandis que pour KRUGER (1933), il n'en est rien : un champ de betteraves à sucre et un champ de Pavots blancs furent cultivés de la même façon, les dégâts furent plus considérables et les larves plus nombreuses dans le Pavot.

Dans son important travail sur le comportement des Vers blancs, ENE (1942) n'a étudié que très peu l'action de l'alimentation. Il s'est limité à des essais rapides, qui consistaient à présenter aux insectes, en élevage dans de grandes boîtes, un mélange de nourriture dure comme des racines d'arbres, de nourriture juteuse telles la carotte et la pomme de terre, et de nourriture molle (herbe par exemple).

L'auteur, dans ces conditions note une consommation nettement plus importante sur les carottes qu'aux dépens des pommes de terre ou des autres racines expérimentées.

Il a confirmé cette constatation en nourrissant les larves avec différentes racines de manière exclusive. Dans ce cas les Vers blancs nourris de carotte eurent une croissance plus rapide et augmentèrent de poids notablement plus que les autres. Mais tous ces résultats ne sont que partiels : ils n'intéressent qu'un très petit nombre de végétaux et les essais ne furent poursuivis que quelques semaines.

En étudiant l'enfouissement précédant l'hibernation ÈNE a remarqué également que la profondeur où les insectes s'arrêtent est d'autant plus grande qu'ils ont été mieux nourris et que ce sont les gros Vers blancs qui atteignent ce niveau plus rapidement. Il en résulte que les larves plus fortes sont mieux protégées contre les rigueurs de l'hiver et par suite ont plus de chance de survivre.

THIEM en 1940, au cours d'essais d'élevages des Vers blancs en laboratoire, eut la surprise de remarquer une plus forte mortalité dans les lots nourris avec de la pomme de terre. Pour vérifier ce phénomène, en contradiction avec la réputation de polyphagie des Vers blancs, cet auteur entreprit l'élevage de larves âgées du deuxième stade sur céleri, betterave à sucre et pomme de terre. Ces élevages conduits soit isolément, soit par groupe de 15 larves furent poursuivis trois mois, c'est-à-dire pendant toute la période de grande consommation des insectes qui fait suite à la deuxième mue. Au bout de ce délai, avec la pomme de terre il n'y eut aucune mue contre 8 sur céleri et 4 sur betterave, la mortalité atteignant respectivement 93 p. 100, 27 p. 100 et 53 p. 100. THIEM admet dans ces conditions que la betterave et surtout la pomme de terre, plantes d'importation relativement récente, conviennent beaucoup moins au développement des Vers blancs que les plantes indigènes comme le céleri, la carotte, etc. L'interprétation d'élevages antérieurs réalisés avec différents végétaux : carotte, betterave, pomme de terre, herbe, salade, épinard, vigne, prunier, confirma l'auteur dans son hypothèse d'une action importante de la nature de l'alimentation sur l'évolution des Vers blancs et par suite sur le devenir des populations de ces ravageurs suivant la nature des cultures où les pontes sont déposées.

Toutefois, THIEM ne poursuit pas ses recherches dans cette voie, et à notre connaissance, il n'y eut ensuite aucun travail consacré à l'étude de la nutrition des larves de *M. melolontha*.

Notre collègue G. RICOU reprit l'examen de cette question en 1950-51 en essayant de mettre au point une technique d'élevage des Vers blancs sur milieu synthétique. La base du régime proposé aux insectes est constituée par de la gélose à laquelle est ajoutée une solution équilibrée de sels minéraux, de l'amidon, divers autres glucides et un certain nombre

d'acides aminés ainsi qu'un ensemble de vitamines. Parmi les différents milieux expérimentés, certains se révélèrent toxiques et l'examen de l'action de chacun des constituants entrant dans la composition de ces milieux néfastes au Ver blanc mit en évidence la toxicité de la tyrosine et de la bétaine. Or la pomme de terre est riche en tyrosine.

Il n'y a également que fort peu de données dans la littérature sur les préférences ou les exigences alimentaires des autres espèces de Scarabéides phytophages, c'est-à-dire des larves des « petits Hanneçons ».

Plusieurs auteurs américains ont cherché à préciser la biologie du Rhizotroque, *Amphimallon majalis* Raz, à la suite de l'invasion du Nord-Est des U. S. A. par cette espèce. En ce qui concerne l'alimentation des larves, ils indiquent simplement que dans la nature leurs dégâts s'observent sur toutes les plantes fourragères, et aussi, à l'occasion, sur des cultures comme le maïs ou la pomme de terre. En laboratoire, l'élevage a été réussi, disent-ils sans autre commentaire, sur une quinzaine de plantes différentes : riz, maïs, soja, pomme de terre, trèfle, etc., ce qui tendrait à prouver que ce rhizotroque est parfaitement polyphage.

Quelques essais ont été effectués par LAUGHLIN (1957) pour examiner expérimentalement le comportement alimentaire des larves de *Phyllorhiza horticola*. Des néonates furent élevées pendant 4 mois dans des pots plantés de 17 espèces les plus fréquemment rencontrées dans les prairies ravagées par ce coléoptère : Achillée, Plantain, Oxalis, Rumex, Trèfle, Lotier, Agrostis, etc. Malgré le petit nombre d'insectes considérés dans chaque cas (6 à 36) des différences sensibles de mortalité furent notées selon le végétal : les meilleurs résultats furent obtenus avec l'Achillée, l'Agrostis, la Fétuque et le Plantain lancéolé, tandis que sur *Oxalis acetosella* il n'y eut aucun survivant. Par contre les différences de poids entre les larves des diverses catégories ne furent pas significatives et l'auteur ne peut tirer aucune conclusion précise de son expérience. Cet essai trop réduit pour être tout à fait démonstratif montre cependant que la nature de l'alimentation n'est pas sans conséquences sur le devenir des larves de *P. horticola*.

En fait, le travail de THIEM sur l'élevage des Vers blancs mentionné précédemment et cette publication représentaient jusqu'à présent l'essentiel des connaissances relatives à l'alimentation des Vers blancs.

III. — PROGRAMME ET MÉTHODES DE RECHERCHES

Nous avons tout d'abord cherché à déterminer les quantités de nourriture prélevées par les larves des divers stades. Ensuite nous nous sommes plus particulièrement consacrés à l'examen des possibilités de développement offertes au Ver blanc selon la nature des racines consommées.

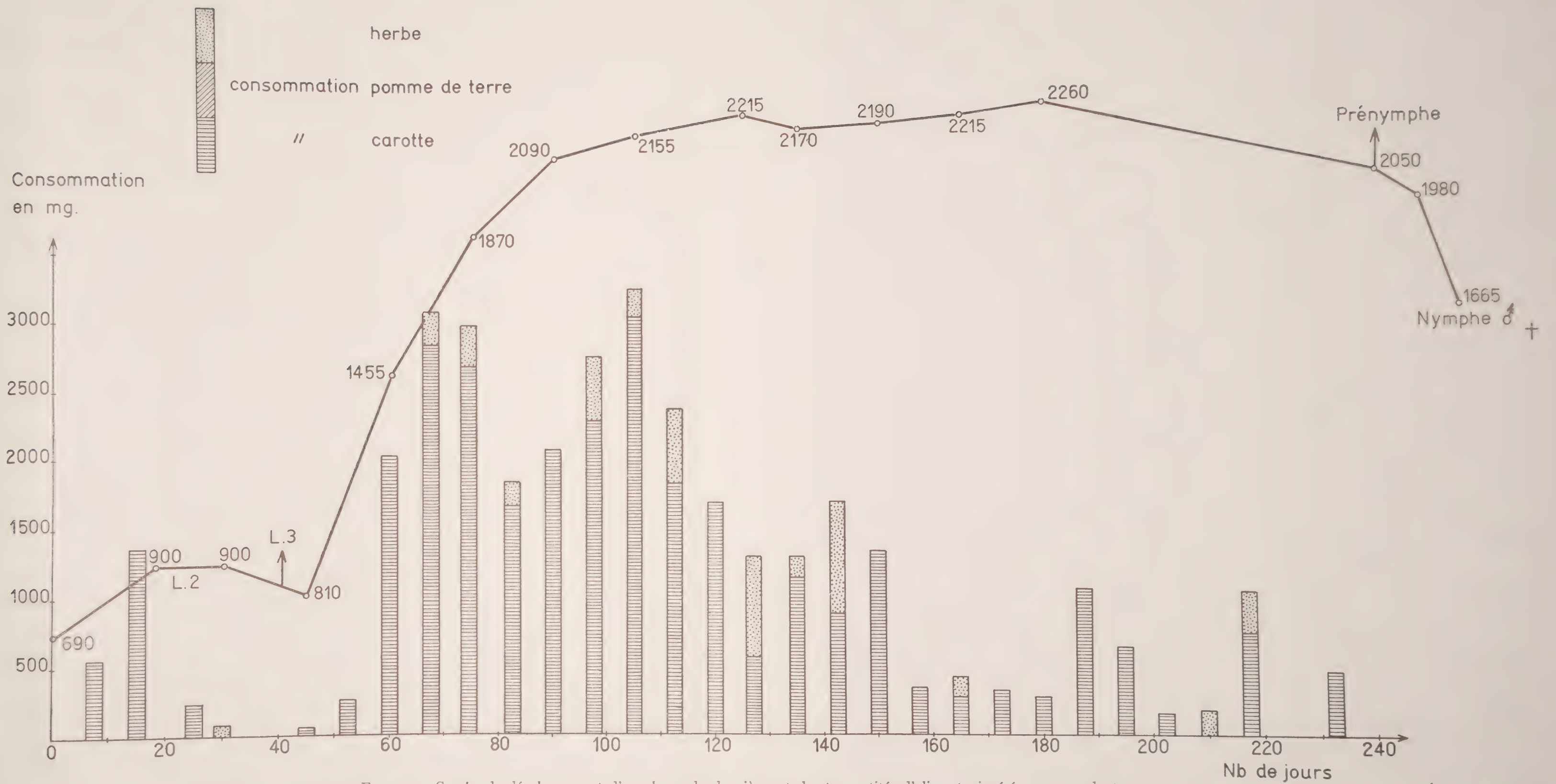


FIG. 4. — Courbe de développement d'une larve du deuxième stade et quantités d'aliments ingérés correspondantes.

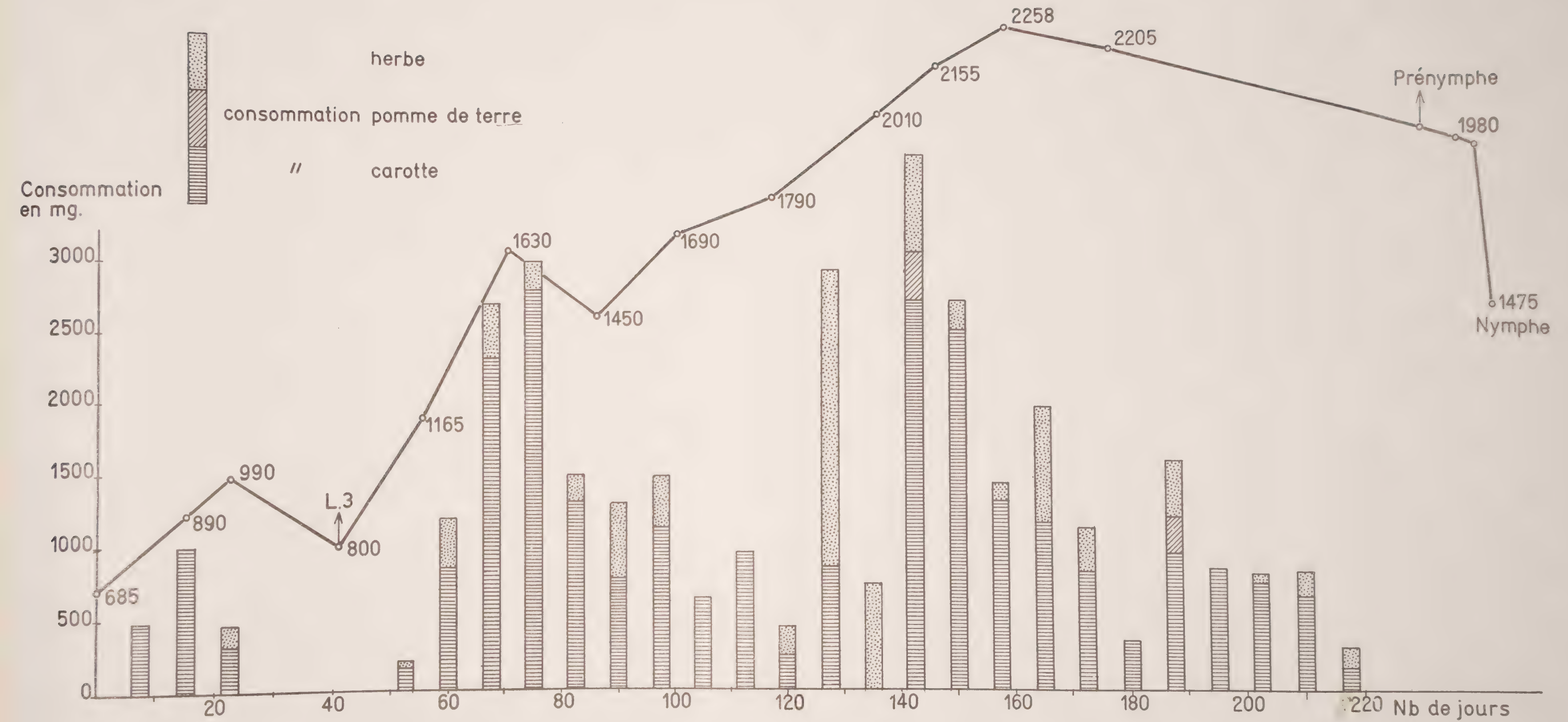


FIG. 5. — Courbe de développement d'une larve du deuxième stade et quantités d'aliments ingérés correspondantes.

Ces recherches ont été réalisées en trois étapes : dans une première série d'expériences nous avons comparé en élevages de laboratoire la valeur alimentaire pour les larves du Hanneton des racines des principales plantes cultivées ou prairiales. Dans une deuxième phase, conduite en essais parcellaires, nous avons d'une part vérifié dans les conditions naturelles l'action d'une alimentation exclusive sur la croissance des insectes et d'autre part nous avons noté la variabilité de la résistance des divers végétaux aux attaques des Vers blancs. Enfin, la troisième étape a consisté en l'étude préliminaire du choix de la nourriture par ces insectes.

Les essais d'estimation quantitative de l'alimentation des larves de *Melolontha* ont été effectués en 1949-1950 en élevages de laboratoire. Les insectes étaient placés en boîtes de Pétri et les racines étaient pesées régulièrement à la fois dans les récipients renfermant une larve et dans les boîtes témoins sans animaux ⁽¹⁾. Ces témoins avaient pour but de fournir les données nécessaires sur le sens et l'importance des variations de l'hydratation des tranches de légumes, de façon à tenir compte des pertes ou des gains en eau pour l'évaluation des quantités réellement absorbées par le Ver blanc.

Si nous désignons par P et P₀ les poids respectifs des rondelles, le jour j, dans une boîte d'élevage et pour la moyenne des boîtes témoins, et par P' et P'₀ ces mêmes poids au jour j + 1, le poids d'aliment consommé par l'insecte considéré est : $p = (P - P') - (P_0 - P'_0)$.

La croissance des larves était suivie par des pesées bimensuelles.

L'expérimentation sur la valeur nutritive des principales plantes cultivées fut reprise en 1954 en élevage de laboratoire également. Cependant plusieurs essais ont fait l'objet de répétition en plein champ de façon à vérifier dans les conditions de la nature les résultats enregistrés au laboratoire. Nous avons expérimenté avec les principales espèces végétales dont les racines sont susceptibles d'être attaquées par les Vers blancs, plantes prairiales et plantes de grande culture. Nos élevages ont été réalisés en quatre séries de 1954 à 1957, la carotte étant prise chaque fois comme référence pour pouvoir comparer les quatre expériences entre elles.

Nous avons cherché dans la mesure du possible à examiner l'influence de la nourriture pendant toute la durée du cycle évolutif des insectes, mais dans certains cas des élevages ont été commencés avec des larves du deuxième stade.

L'alimentation, assurée par une quantité suffisante de racines pour que les larves ne soient pas dépourvues de nourriture entre deux contrôles, était renouvelée tous les quinze jours. A cette occasion l'état des larves était enregistré, la terre était changée si son taux d'humidité n'était plus

(1) Le travail des pesées a été réalisé avec conscience et dévouement par R. HAM auquel j'exprime ci tous mes remerciements.

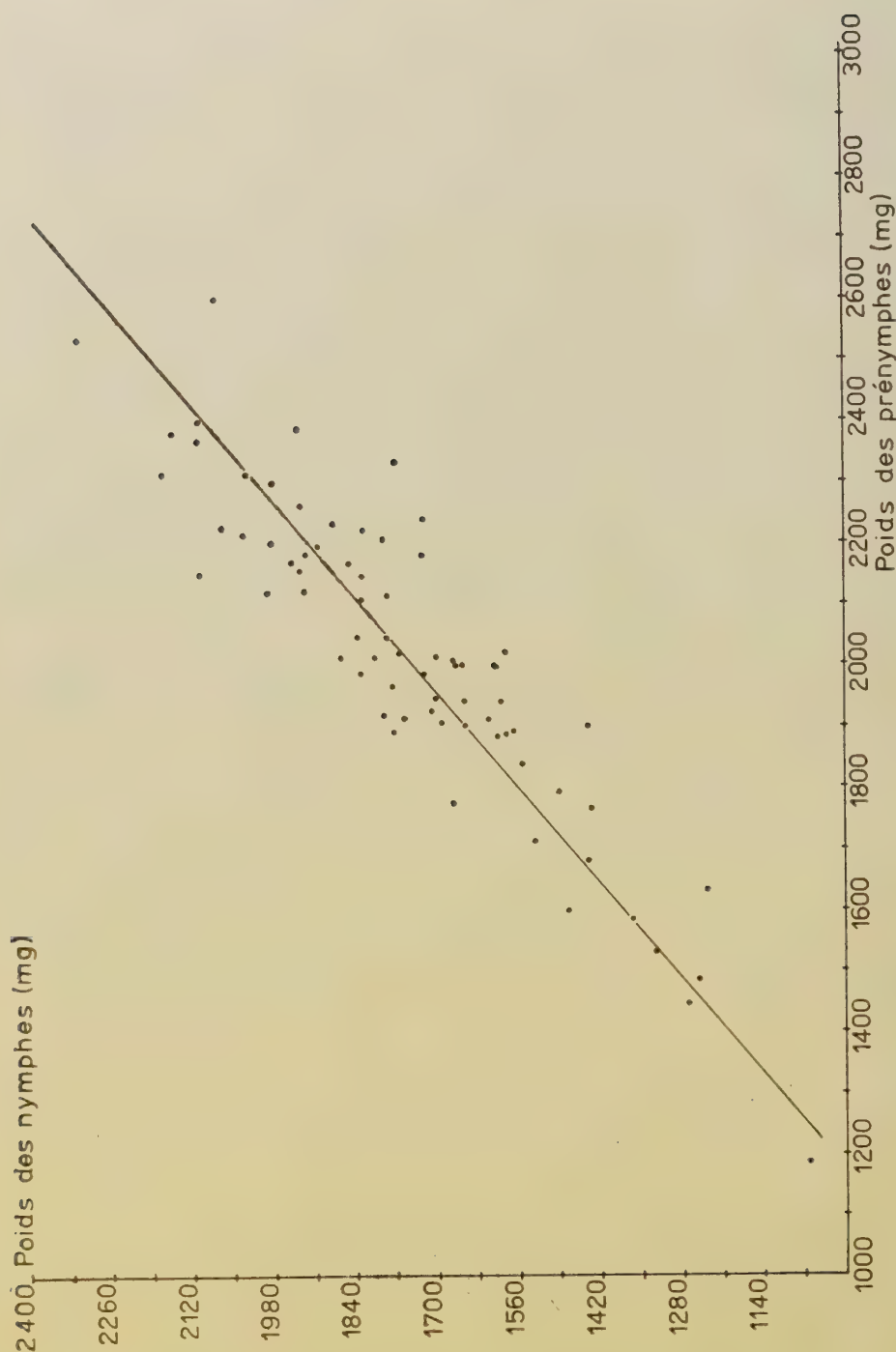


FIG 1. — Relation entre le poids des prénymphe et celui des nymphes qui en sont issues.

satisfaisant, et la consommation était notée selon un barème empirique allant de 4 pour la consommation totale de l'aliment proposé à 0 pour l'absence d'attaque.

La valeur alimentaire de chaque plante fut mise en évidence à la fois par le nombre de survivants à la fin de chaque stade de l'évolution :

troisième âge larvaire, prénymphé, nymphe et imago et par la pesée des prénymphes.

Celles-ci ont été choisies parce qu'elles constituent une phase facile à reconnaître, à la fin de la vie larvaire proprement dite et de la période

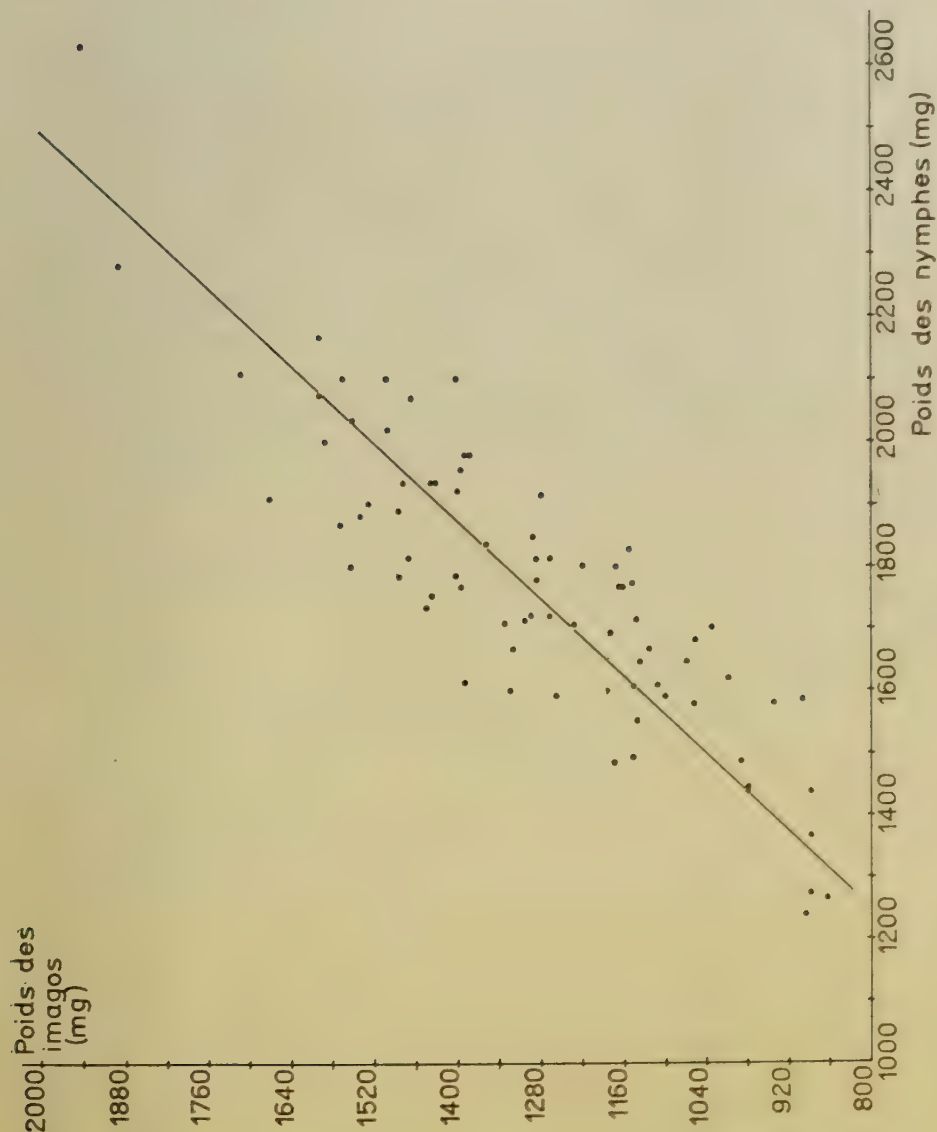


FIG. 2. — Relation entre le poids des insectes parfaits et celui des nymphes dont ils proviennent.

de nutrition et parce qu'à ce moment l'élimination des déchets de la digestion accumulés dans la poche rectale supprime une cause d'erreurs et de variations.

Les poids ainsi enregistrés nous ont paru les plus aptes à traduire l'effet de l'aliment considéré sur la croissance des larves car l'évolution pondérale au cours de la métamorphose est pratiquement indépendante

du poids initial. Nous l'avons vérifié à diverses reprises ainsi qu'en témoignent les figures 1 et 2 : la relation entre le poids des prénymphe, des nymphes et des imagos s'exprime par une droite sensiblement parallèle à la bissectrice des axes de coordonnées.

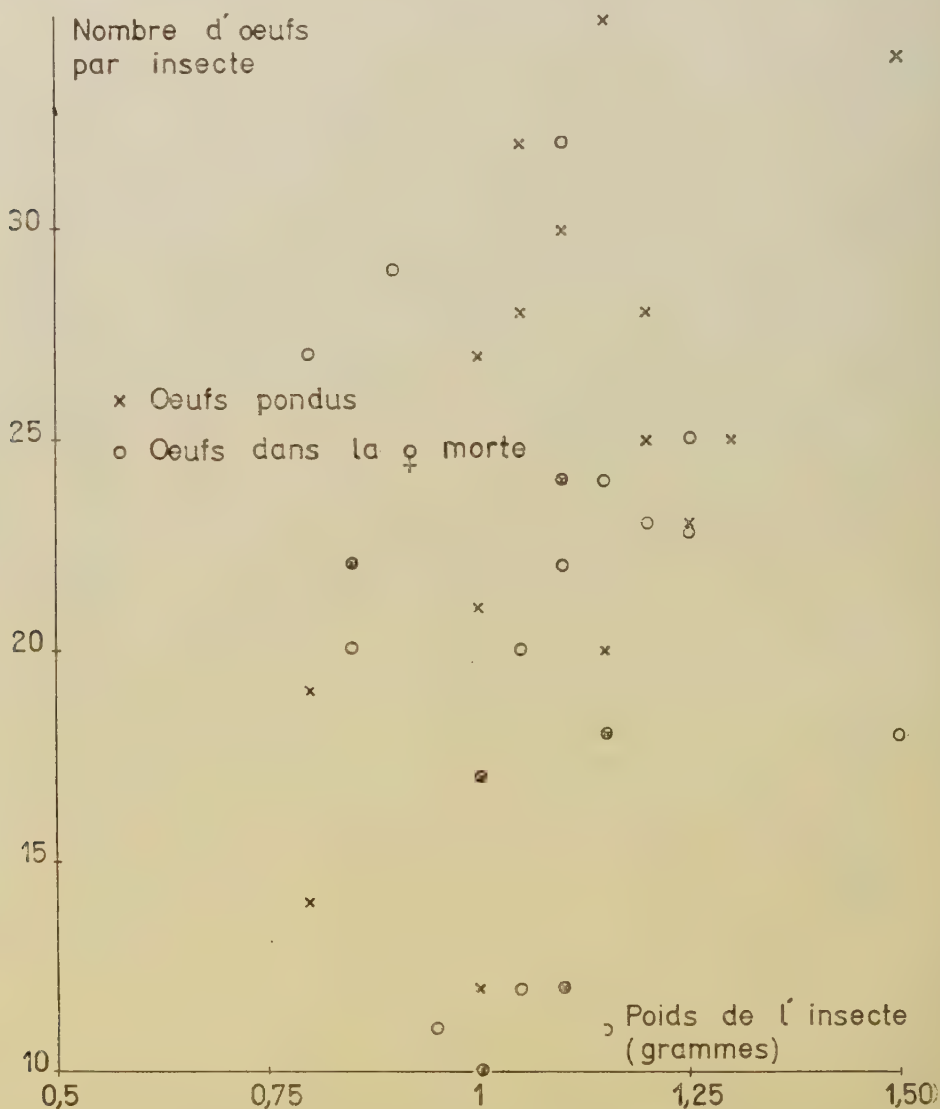


FIG. 3. — Rapport entre le poids du Hanneton à la naissance et sa fécondité.

Par conséquent, le poids des prénymphe suffit à caractériser la population.

Par contre il n'y a pas de relation entre le poids de l'insecte parfait à la naissance et la fécondité (fig. 3) ainsi que GRISON (1957) l'a mis également en évidence chez le Doryphore.

A la différence de certaines autres espèces de *Scarabeidae*, comme *Phyllopertha horticola* L., chez lesquelles l'imago ne se nourrit pratique-

ment pas et dont la fécondité est par suite fonction des réserves léguées par la larve (LAUGHLIN, 1956), *M. melolontha* doit s'alimenter à l'état imaginal pour pondre et la figure 3 montre que l'intensité et la qualité de l'alimentation de l'imago ont plus d'influence sur la fécondité que le poids initial de l'insecte et par conséquent que les réserves accumulées pendant la vie larvaire.

Enfin la durée des stades, enregistrée dans les différents lots, nous a permis de confirmer certains phénomènes.

Les essais dans la nature ont été réalisés dans des parcelles de 4 m × 4 m plantées de façon homogène avec les différentes espèces prises en considération. L'infestation en Vers blancs était obtenue par l'intermédiaire de femelles capturées en vols de ponte. De cette façon les larves n'avaient à subir aucune manipulation et se trouvaient dès leur éclosion dans les conditions déterminées par la mère, comme en plein champ. Il aurait été souhaitable de pouvoir implanter dans les parcelles d'expérience un nombre connu de larves prises à un stade donné, mais les essais de réenfouissement de Vers blancs réalisés à plusieurs reprises les années précédentes ont été l'objet d'une mortalité souvent fort importante et toujours imprévisible.

Par suite, il aurait été difficile d'estimer et de comparer la population des ravageurs dans les différentes parcelles et nous avons dû recourir à l'emploi des femelles pondeuses, méthode qui s'est montrée à l'usage très fructueuse.

IV. — QUANTITÉS DE NOURRITURE ABSORBÉES PAR LE VER BLANC

En décembre 1949, un élevage fut entrepris pour la détermination des quantités d'aliments prélevées par les larves : 6 Vers blancs du deuxième stade furent installés, à 20°C environ, dans des boîtes de Pétri dont le fond était garni de terre sur 1 cm environ d'épaisseur. Ces insectes étaient nourris avec un morceau de pomme de terre et de carotte et quelques racines de *Poa annua*. Dans deux boîtes témoins étaient déposés les mêmes végétaux sans animaux. Les légumes étaient pesés à l'état frais au moment de leur mise en place et ensuite toutes les 24 heures. Les quantités d'herbe ingérées, impossibles à peser, étaient notées de façon aussi précise que possible en volumes et leur somme comparée au poids d'une touffe donnée de racines.

A l'usage, les relevés quotidiens se révélèrent trop longs pour l'intérêt des renseignements fournis ; souvent les prises de nourriture étaient trop faibles pour être significativement différentes de la marge d'erreur. Aussi le rythme des pesées d'aliments devint hebdomadaire par la suite. Les Vers blancs étaient soumis aux pesées tous les 15 jours. Dans les figures 4 et 5 nous avons représenté l'évolution pondérale de deux larves et de leur

consommation. Ces deux courbes font ressortir le parallélisme entre les deux phénomènes et mettent bien en évidence l'augmentation considérable de l'appétit qui survient après la deuxième mue. Les quantités absorbées, donc les besoins alimentaires, sont de loin les plus importants au début du troisième stade et par conséquent, c'est à ce moment qu'on enregistre le plus nettement les préférences éventuelles.

De la deuxième mue à la prénymphose, c'est-à-dire au cours d'une période de 6 à 8 mois dans nos élevages, les consommations totales furent, selon les individus, de 25 à 37 g de carottes, 0,2 g à 4 g de pomme de terre et approximativement 6 à 10 g de racines d'herbe. Ces chiffres montrent la grande variabilité des prises de nourriture selon la nature de l'aliment : les carottes sont de beaucoup les plus attaquées et la pomme de terre est le plus souvent négligée. Cette expérience, en plus des données quantitatives que nous recherchions, indique donc déjà que la polyphagie des Vers blancs n'est que très apparente et qu'au contraire ces insectes manifestent des préférences indéniables.

Pour évaluer les consommations des Vers blancs des deux premiers stades, des insectes âgés de quelques jours, nés au laboratoire, furent disposés en boîtes de Pétri avec, soit des rondelles de carottes et de pommes de terre, soit ces légumes plus du gazon. Chaque essai comportait 8 boîtes dont 2 servaient de témoins. Les pesées et le renouvellement de la nourriture étaient effectués une fois par semaine, le poids des larves étant noté tous les 15 jours.

Cet élevage fut décimé par une épidémie, mais quelques rescapés nous permettent de chiffrer l'alimentation des larves du premier stade à 1 g de pomme de terre et 1,5 g de carotte environ et celle des larves du deuxième stade à 12 à 15 g de carotte et 2 à 4 g de pomme de terre (poids frais).

Dans l'ensemble, un Ver blanc mangerait donc au cours de sa vie, une soixantaine de grammes de matières fraîches, chiffres inférieurs à ceux de ENE (1942), qui correspondent à une extrapolation d'essais limités dans le temps, alors que nous nous sommes efforcés de suivre l'essentiel du cycle évolutif.

Etant donné le mode d'élevage utilisé et la présence de la terre dans les récipients, il ne nous a pas été possible de recueillir et de peser les excréta. Par suite l'évaluation de la quantité d'éléments nutritifs retenus par l'organisme n'a pu être entreprise et nous ne pouvons donc pas tirer de ces expériences des données sur les indices généralement pris en considération dans les recherches quantitatives sur la nutrition : coefficient d'utilisation digestive, indice de croissance, etc.

Toutefois, certaines grandeurs sont valables comme l'indice de consommation et l'indice brut de croissance. L'indice de consommation que nous avons employé est celui que LEGAY (1957) définit comme « la

quantité totale ingérée en une journée, exprimée en mg frais ou sec de l'insecte ». Nous entendons par indice brut de croissance, le rapport entre l'augmentation de poids vif de l'insecte et la quantité de nourriture ingérée mesurée à l'état frais pendant la durée de l'expérience. Le tableau I, établi pour deux larves étudiées pendant des périodes successives de deux semaines, donne quelques exemples de ces deux indices qui traduisent, malgré la variabilité des chiffres obtenus, le plus grand appétit et la meilleure « capacité digestive » des larves du troisième stade venant de subir la mue.

TABLEAU I

Exemples d'indices de croissance chez deux Vers blancs.

N°	Larve	Durée de l'essai (en jours)	Consommation totale (en mgr.)	Poids initial (en mgr.)	Augmentation de poids (en mgr.)	Indice de consommation	Indice de croissance
	stade						
8	L2	17	1936	690	210	165	0,11
	L3	14	2359	810	645	207	0,27
	L3	14	5581	1455	415	273	0,08
	L3	14	3807	1870	220	145	0,06
	L3	14	5390	2090	65	184	0,01
	L3	18	3514	2155	60	90	0,02
	L3	14	2271	2170	20	74	0,01
	L3	14	583	2190	25	19	0,04
	L2	15	1486	685	205	144	0,13
9	L3	14	3183	1165	465	195	0,14
	L3	15	1933	1450	240	95	0,12
	L3	16	1608	1690	100	59	0,06
	L3	11	3106	2010	145	140	0,04

A mesure que la larve vieillit l'indice de consommation et l'indice de croissance diminuent, ce qui signifie que l'insecte mange moins à poids égal et que en outre les aliments qu'il absorbe sont moins bien utilisés par la croissance. La ration d'entretien devient l'essentiel.

D'autre part, d'après ce tableau, le Ver blanc apparaît être un médiocre « transformateur » de la nourriture, son indice brut de croissance n'est au plus, et semble-t-il exceptionnellement, que de 0,27, alors que chez le Ver à soie il est voisin de 0,6 (LEGAY), chiffre qui est cité également pour d'autres larves de Lépidoptères (CHAUVIN).

V. — VALEUR ALIMENTAIRE DES VÉGÉTAUX ESSAIS DE LABORATOIRE

I. — ÉTUDE DES PLANTES PRAIRIALES

Les recherches concernant l'action sur les larves de *Melolontha* d'une alimentation exclusive aux dépens des principales espèces constituant les prairies naturelles de nos régions ont fait l'objet des deux premières séries d'élevage installées respectivement en octobre 1954 et en juillet 1955.

A. — Essais de 1954.

Pour chaque végétal 100 larves du deuxième stade récoltées dans un labour furent placées moitié dans de petites boîtes en aluminium contenant environ 30 cm³ de terre de jardin, moitié dans des boîtes de même métal, quatre fois plus spacieuses. (fig.6)

Ces boîtes munies d'un couvercle pour éviter la dessiccation du substrat maintenu au voisinage de 12 p. 100 d'humidité relative renfermaient



FIG. 6. — Les deux types de récipients utilisés pour l'élevage des Vers blancs.
(Cliché Laboratoire de Lutte Biologique — La Minière — Photo Nioré).

chacune un seul insecte. Elles furent déposées dans une pièce en sous-sol dont la température demeura voisine de 17°C.

Pour tous les aliments nous nous sommes efforcés d'en fournir une quantité suffisante à chaque contrôle pour qu'il y en ait en excès.

Sept plantes furent expérimentées au total : deux Graminées très fréquentes dans nos herbages : le Dactyle (*Dactylis glomerata* L.) et le Fromental (*Avena elatior* L.) ; la légumineuse type des prairies : le Trèfle blanc (*Trifolium repens* L.) ; deux mauvaises herbes communes dans les prés de nos régions : la petite pâquerette (*Bellis perennis* L.) et une autre Composée : *Hypochaeris radicata* L. Des rondelles de carotte cultivée (*Daucus carota* L.) furent utilisées comme témoins et la septième série fut nourrie avec des carottes blanches pour voir si les différences de com-

position entre ces deux racines appartenant à la même espèce peuvent avoir une répercussion sur la croissance des Vers blancs.

Cet élevage fut poursuivi jusqu'à la disparition de la dernière larve, soit à la suite de sa transformation en Hanneton, soit à la suite de sa mort survenue au stade larvaire ou pendant la métamorphose.

Les résultats obtenus, résumés dans le tableau II indiquent que :

— Deux des plantes proposées au Ver blanc se sont révélées insuffisantes pour permettre la métamorphose : le Dactyle et le Fromental.

— Dans les cinq autres séries une certaine homogénéité se manifeste tant au point de vue nombre de larves ayant réussi à passer au troisième stade, qu'au point de vue nombre et poids des prénymphe. Ces végétaux constituent donc de bons aliments pour les Vers blancs.

TABLEAU II

*Développement des larves du 2^e stade selon l'alimentation
(Plantes prairiales).*

Plante	Elevage	Nombre larves 3 ^e stade	Délai pour début mue (en semai.)	Nombre de Prénymphes	Poids moyen Prénymphes	Nombre de Hannetons
Carotte rouge.....	Grandes boît.	40	7	33	1970 mg	22
	Petites boîtes	37	7	14	1840 mg	7
Carotte blanche.....	Grandes boît.	36	7	21	2085 mg	14
	Petites boîtes	21	9	17	2165 mg	9
Trèfle blanc.....	Grandes boît.	38	7	29	1935 mg	25
	Petites boîtes	29	9	22	1610 mg	21
Hypochaeris.....	Grandes boît.	35	9	17	2245 mg	15
	Petites boîtes	41	9	27	1955 mg	19
Pâquerettes.....	Grandes boît.	35	11	29	1795 mg	20
	Petites boîtes	39	11	22	2535 mg	13
Fromental.....	Grandes boît.	11	29	0		
	Petites boîtes	4	43	0		
Dactyle.....	Grandes boît.	1	41	0		
	Petites boîtes	2	18	0		

D'après les délais nécessaires pour le déclenchement de la mue en larve du troisième stade l'*Hypochaeris* et la Pâquerette semblent inférieures aux Carottes et au Trèfle, de sorte que les espèces expérimentées peuvent se classer dans l'ordre décroissant suivant quant à leur convenance pour le Ver blanc : Carotte rouge, Carotte blanche, Trèfle blanc, Hypochaeris, Pâquerette, Dactyle, Fromental.

La sensibilité de cet insecte à la composition de sa nourriture est mise en évidence par la différence appréciable dans le développement avec la carotte rouge et la carotte blanche.

En outre, 10 larves de chaque lot, toujours les mêmes, furent l'objet de pesées mensuelles de façon à suivre l'évolution pondérale des Vers blancs en fonction de leur alimentation.

Les courbes de la figure 7 représentant les moyennes de ces pesées mettent en évidence la variabilité de la croissance selon la plante atta-

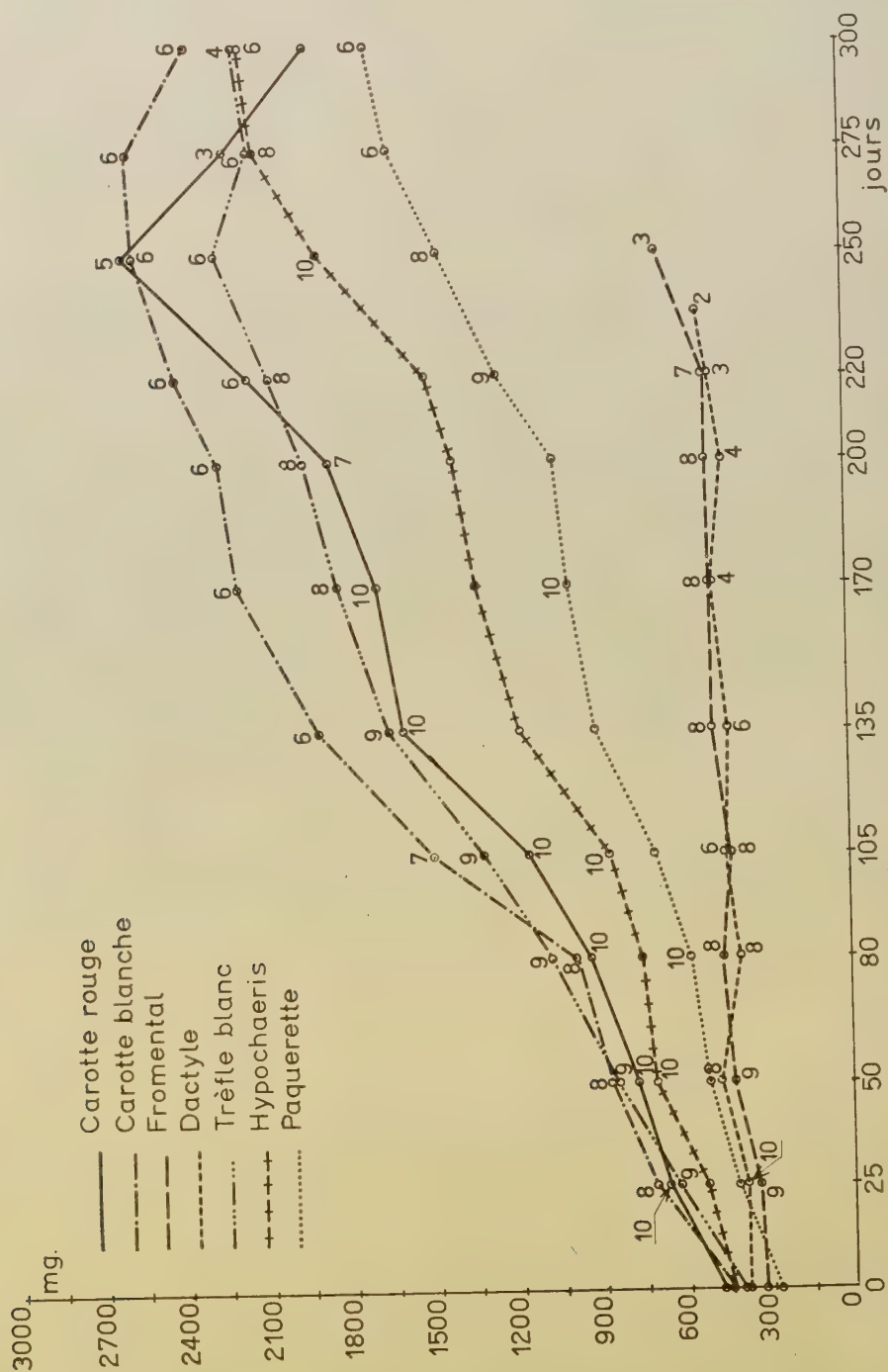


Fig. 7. — Croissance pondérale moyenne de 10 larves en fonction de l'alimentation (les chiffres indiquent le nombre d'individus considérés pour le calcul de la moyenne).

quée et confirment la faible valeur alimentaire des deux Graminées fourragères expérimentées : Dactyle et Fromental. En ce qui concerne les autres végétaux, toutefois, les différences entre les courbes représentatives

de la croissance pondérale des larves sont plus importantes qu'avec les critères considérés dans le tableau II, nombre de mues, poids des pré-nymphes. Dans le cas des pesées de larves en effet, l'*Hypochaeris* et la Pâquerette donnent des résultats nettement intermédiaires entre ceux fournis par les deux Graminées et les chiffres correspondant au Trèfle et aux deux types de carottes.

Cette contradiction apparente peut s'expliquer par le phénomène suivant : Les pesées furent toujours effectuées sur les mêmes larves qui avaient été repérées dans chaque série. Par suite de la mortalité en cours d'élevage les moyennes servant à l'établissement des courbes mentionnées dans la figure 7 portent sur un nombre d'individus variant avec le temps et avec le mode d'élevage. Au début dans tous les lots 10 Vers blancs furent soumis à la pesée, mais ensuite suivant l'alimentation leur nombre se trouva plus ou moins réduit ; or, ce sont en général les animaux les plus faibles, donc les moins lourds qui meurent les premiers d'où une augmentation factice de la moyenne. Les chiffres indiqués au bout de 200 jours, par exemple, proviennent de 10 insectes pour la pâquerette et l'*hypochaeris* contre seulement 6 pour les carottes.

Il est donc très vraisemblable que les courbes relatives aux carottes sont trop généreuses et qu'en fait les différences de développement des populations étudiées considérées dans leur ensemble sont moins sensibles qu'il n'y paraît à l'examen de la figure 7, et davantage en conformité avec les données du tableau II.

En résumé, ce premier essai sur l'action de la nature de l'aliment sur le développement des Vers blancs nous a montré que toutes les racines ne conviennent pas au même titre pour ce coléoptère, et qu'en particulier certaines graminées fourragères, comme le Dactyle et le Fromental, sont insuffisantes pour permettre leur croissance.

B. — Essais de 1955.

Dans ces conditions, nous avons cherché à étendre notre expérimentation au plus grand nombre possible de plantes intéressant l'agriculteur, de façon à évaluer la valeur alimentaire pour le Ver blanc des principaux végétaux cultivés.

En 1955, nous avons opéré d'abord avec des Vers blancs venant de sortir de l'œuf, les plantes utilisées comme nourriture exclusive étant 10 espèces de la flore prairiale et la carotte cultivée, prise comme référence.

Cet élevage fut arrêté lorsque toutes les larves eurent subi la première mue ou eurent disparu.

Les insectes du deuxième stade survivants servirent à entreprendre une autre série d'essais comportant l'étude de 9 espèces prairiales et de 4 cultures sarclées. Pour cette expérience l'élevage fut poursuivi jusqu'à la métamorphose des larves survivantes.

1. **Les besoins alimentaires des larves du premier stade** furent examinés selon la même méthode d'élevage que précédemment, avec des lots de 200 à 300 larves néonates nourries à 20°C de façon exclusive avec les végétaux suivants choisis à cause de leur fréquence dans nos herbages : Laiteron (*Sonchus arvensis* L), Trèfle blanc (*Trifolium repens* L), Agrostis (*Agrostis alba* L), Plantain (*Plantago lanceolata* L), Pissenlit (*Taraxacum densleonis* L), Leucanthème (*Leucanthemum vulgare* L), Dactyle (*Dactylis glomerata* L), Ray-grass (*Lolium perenne* L), Paturin (*Poa annua* L), Fléole (*Phleum pratense* L), la Carotte (*Daucus carota* L) fut utilisée comme témoin.

L'élevage entrepris vers le 15 juillet 1955 fut arrêté en septembre lorsque la première mue eut lieu. Les résultats obtenus résumés dans le tableau III montrent que pour ce stade les graminées conviennent beaucoup moins à la croissance que les racines plus charnues comme la carotte et le laiteron ou que les adventives du type plantain. Seule l'Agrostis parmi les graminées paraît apte à assurer un développement satisfaisant aux Vers blancs.

TABLEAU III

Croissance des Vers blancs du premier stade en fonction de la nature de leur alimentation.

Alimentation	Nombre de larves	Nombre de mues	Nombre de mues p. 100	Estimation de la consommm.
Laiteron	203	165	82	1
Carotte	234	135	57	2
Trèfle blanc	215	117	54	4
Agrostis	214	84	39	2
Plantain	251	78	31	3
Pissenlit	256	40	15	1
Leucanthème	235	36	15	3
Dactyle	233	25	10	2
Ray-grass	312	29	8	1
Paturin	200	11	5	2
Fléole	261	1	0	1

2. **La nutrition des larves des deuxième et troisième stades** fut étudiée en prenant les survivants de l'élevage précédent auxquels furent adjointes des larves du deuxième stade ramassées dans un labour.

Les végétaux proposés aux Vers blancs étaient au nombre de 14 : Carotte, Betterave fourragère, Betterave sucrière (*Beta vulgaris* L var *rapacea*), Pomme de terre (*Solanum tuberosum* L), Plantain, Leucanthème, Achillee (*Achillea Millefolium* L), Pissenlit, Agrostis, Fléole, Ray-Grass, Paturin, Dactyle, Trèfle violet (*Trifolium pratense* L).

Pour chaque plante, sauf le Dactyle, les élevages comprenaient 100 individus en grandes boîtes de 120 cm³ et 100 en boîtes de 30 cm³. Pour chaque catégorie de récipients la moitié était disposée au sous-sol à

16-17°C, la moitié en laboratoire à 20-22°C. Le Dactyle qui avait déjà fait l'objet de recherches en 1954 à 17° ne fut remis en expérience qu'à 20°C.

Cette répartition fut adoptée pour mettre éventuellement en évidence des différences de comportement dues soit à la température, soit

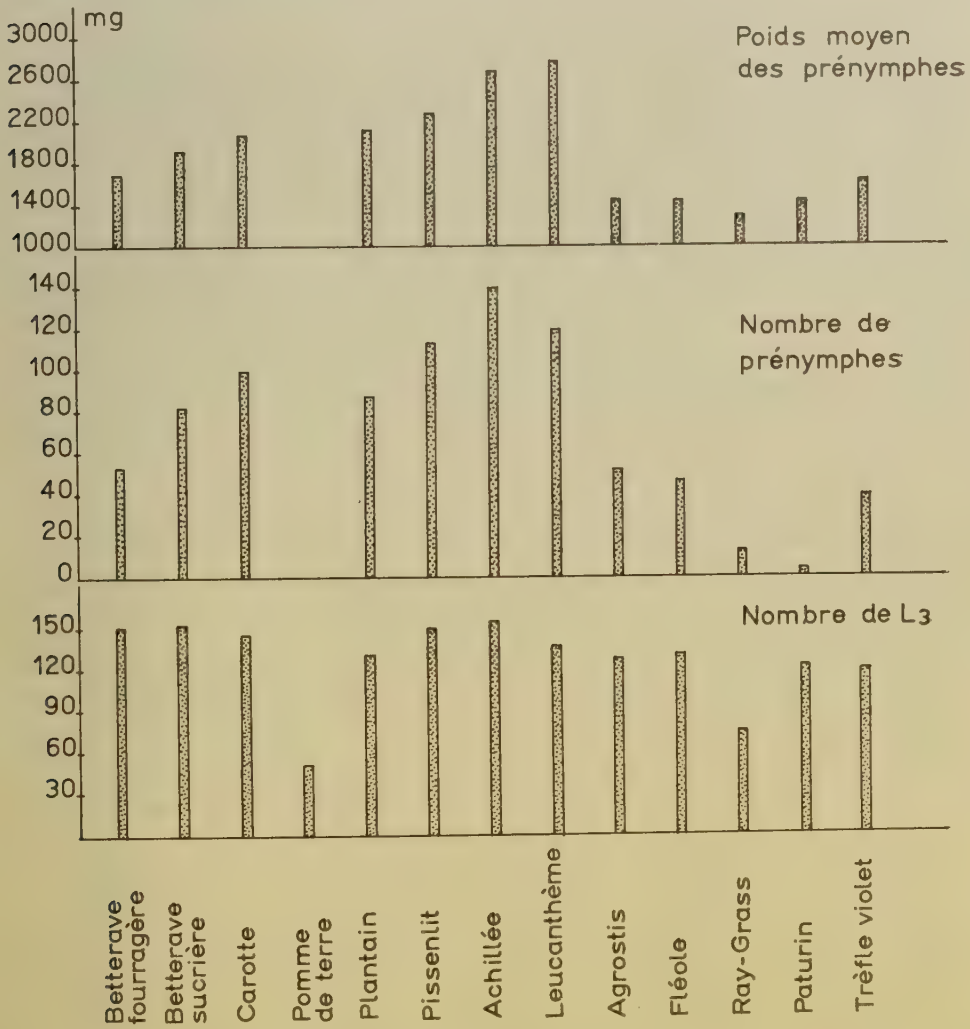


FIG. 8. — Développement des Vers blancs suivant la nature de leur alimentation.

au volume de terre. Le renouvellement des racines et les observations furent effectués tous les quinze jours.

L'influence de la nourriture sur l'évolution pondérale des insectes, compte tenu des remarques faites l'année précédente, fut appréciée uniquement par la pesée des prénymphe.

Le nombre total de larves du troisième stade calculé pour l'ensemble des quatre types d'élevage, et surtout le nombre de prénymphe formées,

font ressortir trois groupes homogènes (fig. 8) de végétaux qui sont en ordre décroissant : le groupe des adventices, Achillée, Leucanthème, Pissenlit, Plantain ; le groupe des racines cultivées : Carotte, Betterave sucrière, Betterave fourragère et le groupe des graminées. Le Trèfle violet donne des résultats sensiblement égaux à ceux obtenus avec la meilleure des graminées : l'Agrostis. Enfin, la pomme de terre apparaît nettement toxique comme THIEM l'avait déjà constaté.

Le poids moyen des prénymphe confirme ce classement en trois grands groupes : Adventices très favorables au développement des Vers blancs, Carotte et Betteraves favorables mais à un moindre degré, et Graminées nettement moins propices à la croissance de ces insectes (fig. 8).

A l'intérieur de ces trois catégories l'examen simultané des trois critères étudiés dans la figure 8, permet de distinguer quelques différences selon les végétaux. Ainsi le Leucanthème et surtout l'Achillée semblent convenir encore mieux au Ver blanc que le Pissenlit et le Plantain. De même, la Betterave sucrière assure la nymphose de plus de larves que la Betterave fourragère et les insectes sont plus gros. Enfin, l'Agrostis et la Fléole paraissent supérieures aux autres graminées.

Le tableau IV résume les principales données fournies par cette expérimentation. L'influence de la température et de la capacité des récipients semble variable selon la nature de l'alimentation, surtout en ce qui concerne les larves du troisième stade. Suivant les conditions thermiques ambiantes ou le volume des boîtes, le classement des végétaux est différent. Ainsi, d'après le nombre de prénymphe les plantes utilisées se rangent dans les ordres suivants :

A 17°C.	A 20°C	En grandes boîtes	En petites boîtes	Globalement
—	—	—	—	—
Leucanthème	Achillée	Achillée	Achillée	Achillée
Achillée	Pissenlit	Leucanthème	Pissenlit	Leucanthème
Pissenlit	Carotte	Carotte	Leucanthème	Pissenlit
Plantain	Leucanthème	Pissenlit	Carotte	Carotte
Carotte	Bett. sucrière	Bett. sucrière	Plantain	Plantain
Bett. sucrière	Plantain	Plantain	Bett. sucrière	Bett. sucrière
Bett. fourrag.	Bett. fourrag.	Bett. fourrag.	Bett. fourrag.	Bett. fourrag.
Agrostis	Agrostis	Agrostis	Agrostis	Agrostis
Fléole	Fléole	Fléole	Fléole	Fléole
Trèfle violet	Trèfle violet	Trèfle violet	Trèfle violet	Trèfle violet
Ray-Grass	Ray-Grass	Ray-Grass	Ray-Grass	Ray-Grass
Paturin	Paturin	Paturin	Paturin	Paturin

Ceci montre qu'il n'est pas possible d'après les élevages de laboratoire d'établir un ordre précis et un classement individuel pour les racines proposées au Ver blanc. Seuls apparaissent de façon certaine quelques grands groupes, adventices, graminées etc. qui se trouvent toujours situés de la même façon les uns par rapport aux autres quels que soient les critères envisagés ou le mode d'élevage.

Ces essais confirment, par ailleurs, l'action de la température du local et de la grandeur des récipients sur le développement des larves de *Melolontha* et plus particulièrement sur le troisième stade (tableau V).

TABLEAU V

Influence des conditions d'élevage pour l'ensemble des végétaux considérés.

Élevage	Nombre total de L ₃	Nombre total de prénymphe
17°	814	382
20°	847	470
Grandes boîtes.....	852	500
Petites boîtes.....	809	352

II. — ÉTUDE DES PLANTES DE GRANDE CULTURE

C. — Essais de 1956.

En utilisant la même technique d'élevage et de relevés, nous avons poursuivi les recherches sur les besoins alimentaires des Vers blancs par l'examen des principales plantes de grande culture et de quelques légumineuses fourragères. Une série sur carotte servait de témoin et de terme de comparaison avec les essais précédents. 200 larves du premier stade âgées au plus de quelques jours furent installées en juillet 1956 sur chacune des 9 plantes suivantes : Avoine (*Avena sativa* L.), Blé (*Triticum sativum* Lam), Orge (*Hordeum vulgare* L.), Maïs (*Zea Mays* L.), Colza (*Brassica Napus* L. var. *Oleifera*), Moutarde (*Sinapis arvensis* L.), Luzerne (*Medicago sativa* L.), Lotier (*Lotus Corniculatus* L.), et carotte.

Les élevages furent conduits en laboratoire à la Station Centrale de Zoologie Agricole à Versailles dans un local à température plus variable (18 à 25°) et dans une terre moins favorable (car plus riche en argile) que pour les essais antérieurs. Aussi la mortalité fut relativement plus considérable que dans les deux séries antérieures. Mais ce qui nous importe surtout ici, c'est la comparaison des résultats obtenus respectivement avec les différentes plantes étudiées.

D'après le tableau VI, ces végétaux présentent entre eux des différences du même ordre que celles que nous avons mises en évidence chez les plantes prairiales en ce qui concerne l'influence sur la croissance et la mortalité des Vers blancs. La luzerne est nettement plus favorable que le lotier. Le Colza est un bon aliment alors que la moutarde en est un très médiocre. L'avoine est supérieure aux autres céréales.

En ce qui concerne la moutarde, nos résultats confirment l'indication de FIDLER (1936) qui note que « la moutarde ne peut pas être appréciée par le Ver blanc ».

TABLEAU VI

Développement des larves des deux premiers stades selon la nature de leur alimentation (Plantes cultivées).

Végétal	Nombre de larves LI mises en expérience	Nombre de mues au deuxième stade.	Nombres de mues au troisième stade.	Délai pour le début de la mue (en semaines)	Délai pour la fin de la mue (en semaines)
Carotte ...	200	146	78	4	33
Luzerne ...	200	163	52	6	42
Avoine....	200	85	41	8	46
Colza	200	83	36	7	43
Lotier.....	200	63	23	6	43
Blé	200	49	22	8	46
Orge	200	47	16	4	45
Maïs	200	20	3	10	—
Moutarde..	200	50	5	6	—

D. — Essais de 1957.

Ils n'ont porté que sur un petit nombre d'espèces végétales et que sur les deux premiers stades larvaires, car il s'agissait d'essais limités destinés à compléter notre échantillonnage des principales plantes cultivées. Les végétaux étudiés furent en plus de la carotte, plante-témoin, la Fétuque (*Festuca rubra* L), le tabac (*Nicotiana tabacum* L), le lin (*Linum usitatissimum* L), le chanvre (*Cannabis sativa* L), le Sarrasin (*Polygonum fagopyrum* L) et l'œillette (*Papaver setigerum* Godr). Ces deux dernières espèces furent choisies pour vérifier les conclusions de KRUGER et de ZIMMERMAN sur leur toxicité pour les larves de *Melolontha*.

Les élevages furent effectués à la Station Centrale de Zoologie à Versailles dans un local maintenu à 20°C environ. Le rythme des changements de nourriture et des notations fut le même qu'au cours des années antérieures : deux fois par mois.

Le tableau VII qui résume les caractéristiques de cet élevage montre que dans cette série, la carotte se révèle le meilleur aliment et que contrairement aux remarques de ZIMMERMAN, le pavot n'est pas toxique pour le Ver blanc. Nous pouvons, en effet, établir le classement suivant, par ordre de valeur décroissante pour l'alimentation de *Melolontha* : carotte, pavot, chanvre, lin, sarrasin, tabac et fétuque.

Il se confirme donc que les graminées en général sont peu propices à la croissance des Vers blancs, puisqu'ici aucune mue ne s'est produite dans les lots nourris avec les racines de Fétuque. Le Tabac donne également

de mauvais résultats et ne permet la mue que d'un nombre très restreint d'insectes. Quant au Sarrasin, sans être très favorable, il ne semble pas aussi néfaste que KRUGER le prétend et, d'après le nombre de mues, tout au moins, il se range dans le même groupe que le Lin et le Chanvre.

TABLEAU VII

Développement des larves du premier stade sur différents végétaux.

Végétal	Nombre de larve mises en élevage	Nombre de mues au deuxième stade	Délai pour le début des mues (en semaines)
Corotte	50	18	6
Pavot	100	29	7
Lin	50	6	8
Sarrasin.....	50	5	11
Chanvre	100	9	7
Tabac	50	1	8
Fétuque	40	0	

Ce dernier est réputé, dans les régions où sa culture subsiste, dans la Sarthe par exemple, constituer une plantation où les Vers blancs sont toujours peu nombreux. Ces essais montrent que l'explication de ce phénomène ne réside que pour une faible part dans la valeur alimentaire pour ces insectes.

En fait, il doit s'agir plutôt d'une moindre contamination des champs de chanvre par les pontes, pour des raisons mal précisées d'ailleurs. En outre, nous avons eu l'occasion d'observer l'an passé dans la Sarthe des dégâts si considérables de Vers blancs dans des cultures de chanvre que la récolte n'a pu être effectuée.

III. — DISCUSSION DES RÉSULTATS DE LABORATOIRE

L'élevage des Vers blancs des trois stades avec les principaux végétaux constituant les prairies naturelles de nos régions ou faisant l'objet des cultures les plus courantes montre, lorsque les larves sont nourries constamment avec la même plante, que de très importantes différences de développement apparaissent selon la nature du végétal. Ces différences se manifestent à la fois par le nombre de survivants au bout d'un temps donné, par le délai nécessaire pour la mue, par le poids final estimé d'après la pesée des prénymphes. Le meilleur aliment est celui qui assure la ou les mues (selon la durée de l'expérience) du plus grand nombre d'individus dans les délais les plus brefs et produit les insectes les plus lourds.

Un autre critère permettant d'apprécier le degré de convenance de telle ou telle racine est la proportion de cadavres décomposés par

rapport à ceux qui présentent les symptômes d'une mycose qui sont, rappelons-le, le durcissement du corps, puis l'extériorisation du mycelium. Le tableau VIII en donne un certain nombre d'exemples typiques. En effet, le ramollissement et la décomposition survenant après la mort, sont l'indice, soit d'une attaque de bactéries entomophages, soit d'un trouble physiologique, qui peut être une carence alimentaire. Le tableau VIII indique que les morts décomposés sont d'autant plus nombreux que la plante convient le moins à l'alimentation, dans ce cas, en effet, il est vraisemblable que la mortalité est due pour la plus large part à une carence en éléments indispensables que le végétal n'apporte pas en quantité suffisante. Par contre, les champignons peuvent infecter des insectes vigoureux : la contamination se fait par des lésions du tégument ainsi que l'a démontré VAGO (1956). Par suite, leur fréquence relative est beaucoup moins liée à la nature de l'alimentation que dans le cas des symptômes de ramollissement et de décomposition.

TABLEAU VIII

Fréquence des morts décomposés selon la nature de l'alimentation.

Végétal	Nombre de morts décomposés	Nombre de mycoses	% de morts décomposés par rapport au total
Dactyle	94	6	94 %
Pomme de terre	184	16	92
Ray-grass	164	19	89
Agrostis	101	33	75
Fromental	70	30	70
Pâquerette	18	30	37
Trèfle blanc	15	27	35
Carotte blanche	21	36	35
Leucanthème	30	71	30
Hypochaeris	12	44	21
Carotte rouge	13	50	20

Le classement qu'on peut établir d'après le tableau VIII entre les végétaux expérimentés est analogue à l'ordre déterminé d'après le nombre ou le poids des survivants.

Par conséquent, quel que soit le caractère considéré, il apparaît d'après nos élevages, que la croissance des larves de *M. melolontha* dépend dans une large mesure de la nature des racines consommées, les autres conditions : température, sol, mode d'élevage restant égales par ailleurs.

Parmi les espèces prairiales, ce sont les mauvaises herbes du type leucanthème, pissenlit qui sont de loin les plus favorables au Ver blanc. Les légumineuses : trèfle, luzerne et à un moindre degré, lotier, sont de meilleurs aliments que les graminées. Dans cette dernière famille, en général peu propice, on enregistre toutefois des différences selon les espèces : si la plupart d'entre elles : fromental, fétuque, dactyle, ray-

grass sont incompatibles avec une croissance normale de ces Coléoptères, certaines telles que la Fléole et surtout l'Agrostis permettent un développement satisfaisant.

Parmi les plantes cultivées, les céréales représentent d'une façon générale d'assez médiocres nourritures, l'avoine étant supérieure à l'orge et au blé. Fait qui confirme la faible valeur nutritive de la famille des graminées pour *Melolontha*. Les plantes sarclées ont une influence très variable : certaines comme la betterave et la carotte sont très propices à l'élevage des Vers blancs, d'autres comme la pomme de terre sont franchement néfastes.

A ce sujet, il convient de mentionner que nous ne retrouvons que partiellement les conclusions de THIEM. Pour cet auteur, en effet, la betterave était presque aussi toxique que la pomme de terre. Nos essais ont porté sur les deux types de betteraves : betterave sucrière et betterave fourragère, et dans les deux cas sur 200 larves. Ils ont été poursuivis pendant un an, alors que les expériences de THIEM n'ont duré que trois mois et n'intéressaient que 15 larves.

Les plantes industrielles du type lin, colza, chanvre, sont des éléments passables ou médiocres.

En plus des résultats biologiques que nous venons de résumer, les élevages de Vers blancs avec une alimentation exclusive répartie entre différents végétaux, nous ont permis de mettre au point une technique d'estimation de la valeur alimentaire de telle ou telle racine pour les larves de *Melolontha* : mode d'élevage, fréquence et nature des relevés, critères de comparaison etc. Les normes qui ont été dégagées au cours de l'analyse de ce travail peuvent être utilisées à l'étude d'autres végétaux. Nous n'avons fait qu'aborder les recherches en ce domaine, beaucoup d'autres plantes que celles que nous avons examinées seraient certainement très intéressantes à mettre à l'épreuve des attaques de Vers blancs et mériteraient de l'être.

Nous n'avions pas l'intention de passer en revue toutes les espèces susceptibles d'être consommées par ces insectes dans la nature, ce qui aurait représenté un travail fort long, fastidieux et dans beaucoup de cas, d'un médiocre intérêt. Notre but, en entreprenant ces recherches sur l'alimentation était d'abord d'établir la méthode expérimentale et ensuite de l'appliquer à certains cas typiques : plantes fondamentales de nos prairies, principales espèces végétales cultivées.

Sur ces végétaux nous avons démontré que la polyphagie des larves du Hanneton n'était qu'apparente et qu'en fait ces animaux avaient des exigences bien définies en ce qui concerne la nature des racines mises à leur disposition.

VI. — VALEUR ALIMENTAIRE DES VÉGÉTAUX. ESSAIS PARCELLAIRES

Les résultats que nous venons d'exposer, obtenus en élevages risquaient d'être, au moins partiellement, faussés par le caractère incontestablement artificiel de toute expérience de laboratoire. Malgré le soin apporté au maintien d'un taux d'humidité et d'une texture convenables pour la terre des récipients, malgré l'apport à chaque contrôle d'une abondante provision de racines, il est probable que certains insectes ont eu à souffrir au cours de notre expérimentation, soit d'un manque transitoire de nourriture, soit d'une défectuosité du substrat. De même, il est vraisemblable qu'une certaine mortalité a été provoquée accidentellement à la suite des manipulations subies par les larves, ou à cause de leur détention dans des récipients relativement exigus. Ce sont là en effet des causes de lésions ou d'usures du tégument et corrélativement des causes de mycoses surtout, parfois de bactérioses.

D'autres raisons peuvent être à l'origine de perturbations dans la vie des insectes maintenus en élevages : les conditions thermiques par exemple peuvent ne pas correspondre constamment à l'optimum, etc.

Enfin, le fait de couper les racines en morceaux ou de les séparer de l'appareil foliaire est à considérer également comme source éventuelle de troubles de nutrition des larves.

Pour pallier à ces inconvénients, nous avons cherché à vérifier les données fournies par nos élevages en opérant dans des conditions aussi proches que possible de la nature, tout en conservant la possibilité de suivre de façon suffisamment précise l'évolution des larves en expérience. Nous avons essayé de réaliser en parcelles l'expérimentation sur l'action de la nature du végétal consommé sur la vie des Vers blancs.

Le principe de ces essais parcellaires consiste à disposer sur une surface bien déterminée, plantée de façon homogène avec un seul végétal, un nombre connu d'insectes d'un âge donné et à effectuer des prélèvements au moment opportun pour juger de l'efficacité de la nourriture proposée.

I. — MODE OPÉRATOIRE

La technique la plus simple et la plus sûre au premier abord pour avoir une population connue de Vers blancs paraît être de réenfouir dans la surface choisie la quantité désirée de larves prises au stade convenable.

En fait ce procédé s'est avéré très aléatoire. En 1951, 1952 et 1953 nous avons recouru à l'enfouissement d'insectes de différents stades : larves du dernier stade et insectes parfaits surtout, dans divers types de

sol et par des méthodes variées : parcelles de 4 m \times 4 m, cages en toile métallique. Les survivants, récoltés le plus souvent sous forme de hannetons capturés à leur sortie de terre, furent en nombre très variable sans qu'il soit possible d'établir une relation entre le taux de mortalité et les conditions expérimentales (HURPIN 1956).

D'après ces essais répétés à trois reprises et intéressant au total près



FIG. 9. — Toile métallique entourant les parcelles jusqu'au sous-sol.
(Cliché Laboratoire de Lutte Biologique — La Minière — Photo Niore).

de 2 000 individus, il ne faut donc pas compter sur cette méthode pour effectuer une contamination artificielle en Vers blancs des parcelles destinées à être peuplées de façon comparable pour la réalisation d'essais écologiques. En effet, la mortalité risque d'être très variable d'un lot à l'autre, indépendamment du facteur étudié (ici la nature de l'alimentation, par exemple), uniquement du fait du réenfouissement des larves.

C'est pourquoi, nous avons cherché à assurer la mise en place par des moyens aussi naturels que possible, des populations de Vers blancs

destinées à subir l'expérimentation envisagée. Nous nous sommes donc efforcés d'utiliser un procédé respectant le plus largement possible les processus mis en œuvre dans la nature, c'est-à-dire d'obtenir le peuplement des parcelles expérimentales par des femelles prêtes à pondre.

Des essais préliminaires furent entrepris dans ce but à Rouen en 1955. Ils nous permirent de mettre au point cette technique qui peut se résumer ainsi :

Pour avoir une surface appréciable, susceptible de supporter des sondages de 1,4 de mètre carré sans être trop perturbée, tout en présentant des dimensions compatibles avec les répétitions indispensables à l'interprétation des résultats, les parcelles ont la forme d'un carré de 4 mètres de côté. Elles sont entourées d'une bande de toile métallique enterrée jusqu'à 30 cm environ de profondeur, c'est-à-dire jusqu'au sous-sol, afin d'éviter l'évasion des insectes (fig. 9).

Sur ces parcelles sont disposées des cages en filet de 5 mm de maille maintenues à 30-40 cm au-dessus du sol par des piquets en bois. Les bords de ces cages sont appliqués sur la surface du sol par des lattes de bois fixées par des fiches en fer plantées en terre ; ils suivent le tracé de la toile métallique de façon à constituer une enceinte bien fermée. Dans ces cages sont placées des femelles attrapées au crépuscule en vol de ponte. Ces femelles, par définition sont mûres dans leur très grande majorité et doivent pondre dans les 2 ou 3 jours qui suivent leur capture ⁽¹⁾. Ainsi, ce sont les mères qui disposent leurs œufs dans le sol de la même façon qu'en plein champ et la future population larvaire est mise en place selon les rites naturels. La seule manipulation subie par les insectes est la capture et la mise en cage des femelles pondeuses. L'expérience nous a montré à maintes reprises qu'il n'en résultait pratiquement pas de modifications de fécondité.

Afin d'opérer avec une population de Vers blancs, assez importante pour que les différences dues au traitement soient nettes, mais pas trop supérieure au seuil de tolérance des végétaux proposés comme nourriture, chaque filet est en général garni de 40 femelles. Ce qui représente 800 à 1 000 œufs et environ 500 larves du deuxième stade, d'après les chiffres obtenus antérieurement au cours d'élevages en laboratoire.

Lorsque c'est nécessaire, l'estimation des pontes effectivement déposées dans les parcelles peut être faite en plaçant un certain nombre de Hannetons pris au cours du même vol, dans des cages de 1 m³ environ, dont le fond est rempli de la même terre que les parcelles et qui sont installées à l'extérieur près de ces parcelles. Le comptage des œufs dans ces cages de référence permet d'évaluer la fécondité effective moyenne des insectes utilisés pour l'ensemble du dispositif expérimental.

(1) Les hannetons qui s'envolent des arbres pour aller pondre ne sont pas, en général tout à fait mûrs. Ils restent en terre quelques jours avant de déposer leurs œufs.

L'appréciation des résultats obtenus à la fin de l'expérience entreprise s'effectue théoriquement en procédant au retournement de chacune des parcelles et en dénombrant le nombre de larves, leur stade, etc.

II. — ESSAI SUR HUIT PLANTES PRAIRIALES

Nous avons appliqué cette méthode au contrôle des données acquises en élevage en ce qui concerne l'action de la nature de l'aliment sur la croissance des Vers blancs.

a) Dispositif expérimental.

Cette expérimentation fut réalisée à La Minière de mai 1956 à septembre 1957, selon le principe que nous venons d'exposer.

¹ Trèfle blanc	³ Ray-Grass	⁵ Agrostis	⁷ Achillée	⁹ Trèfle blanc	¹¹ Trèfle violet	¹³ Pissenlit
² Plantain lancéolé	⁴ Dactyle	⁶ Trèfle blanc	⁸ Fléole	¹⁰ Pissenlit	¹² Fléole	¹⁴ Agrostis
¹⁵ Dactyle	¹⁷ Plantain lancéolé	¹⁹ Fléole	²¹ Trèfle violet	²³ Dactyle	²⁵ Achillée	²⁷ Pissenlit
¹⁶ Plantain	¹⁸ Trèfle violet	²⁰ Ray-Grass	²² Achillée	²⁴ Agrostis	²⁶ Ray-Grass	²⁸

N. B. — Pour des raisons techniques les 3 parcelles de Trèfle violet n'ont pu être peuplées de Vers blancs.

FIG. 10. — Schéma de la disposition des parcelles de plantes fourragères — La Minière 1956-57.

Huit plantes de nos prairies furent retenues : 4 graminées, l'Agrostis, le Dactyle, la Fléole et le Ray-Grass, plantes reconnues en laboratoire comme peu ou pas favorables au développement des Vers blancs, 1 légumineuse : le Trèfle blanc, et 3 adventices : l'Achillée mille-feuilles, le Pissenlit et le Plantain, végétaux qui s'étaient révélés, en élevage, très propices aux larves de *Melolontha*.

Pour chacune de ces espèces trois parcelles distribuées au hasard dans l'ensemble de l'essai furent plantées de façon homogène et exclusive au printemps 1956 suivant la disposition schématisée dans la figure 10.

40 femelles attrapées en vol le soir, à la Minière, furent mises sous chacun des 24 filets, le 18 mai 1956. Pendant toute la durée de l'expérience, mais surtout au début de la végétation, nous avons veillé à ne laisser dans les parcelles que la plante étudiée en procédant à de fréquents et minutieux sarclages.

Les Vers blancs furent laissés jusqu'en septembre 1957 de façon à soumettre les différents végétaux aux attaques des larves de deuxième année. Ce sont celles-ci en effet qui sont les plus voraces à la fin du printemps lorsqu'elles viennent de subir la deuxième mue. Il est bien connu de tous les praticiens que c'est à cette époque que s'observent les gros dégâts. Et, nos élevages de laboratoire ont montré que le début du troisième stade est la période du cycle évolutif où les larves de *Melolontha* mangent le plus et de beaucoup.

Au cours de l'été et de l'automne 1956 aucune différence ne se manifesta dans la végétation des diverses parcelles : les morsures des jeunes larves sur les racines n'étaient pas assez importantes pour avoir une répercussion sensible sur le développement de la plante, quelle que soit la nature de celle-ci.

b) Effets sur la végétation.

Par contre, et conformément à nos prévisions, de profondes modifications d'aspect apparurent dans certaines parcelles à partir de la mi-juin de l'année suivante. Les végétaux touchés furent par ordre décroissant : Pissenlit — Dactyle — Achillée — Fléole — Ray-Grass — Plantain — Agrostis. Le Trèfle blanc ne présenta pratiquement pas d'altérations visibles. Sur les quatre premiers végétaux nommés le phénomène fut particulièrement net. Les dégâts furent d'autant plus sensibles que sur le pourtour de chacune des parcelles, les plantes avaient poussé normalement, constituant ainsi un témoin dans chaque cas. Alors que l'ensemble de la parcelle montrait une végétation rabougrie, étiolée et jaunâtre, sur une largeur de 5 à 10 cm tout le long du périmètre du carré, poussaient des plantes luxuriantes, bien vertes et abondamment pourvues en feuilles et en fleurs. Dans le cas du Pissenlit par exemple (fig. 11) on voyait sur la quasi totalité de la surface, de maigres rosettes aplaties contre le sol et ne comportant que quelques petites feuilles jaunâtres avec de petites fleurs portées par des tiges courtes tandis que toute la bordure était constituée par de belles plantes abondamment garnies en larges feuilles vert foncé dressées en bouquet d'où sortaient plusieurs longues hampes terminées par de grosses fleurs.

Les trois parcelles de Pissenlit étaient identiques.

De même dans le cas du Dactyle ou de l'Achillée, autres espèces où cet « effet de bordure » fut tout spécialement accusé : les trois répétitions avaient toutes la même allure. Au centre, le Dactyle était réduit à l'état de foin court, à la périphérie c'était de grosses touffes vertes avec de grandes fleurs (fig. 12). La majeure partie de l'Achillée se présentait en un maigre tapis dépourvu de fleurs alors que tout autour de nombreuses et fortes tiges supportaient de larges ombelles.



FIG. 11. — État de la végétation dans une des parcelles de Pissenlit à la suite de l'attaque des vers blancs (Cliché Laboratoire de Lutte Biologique — La Minière — Photo Burgerjon).



FIG. 12. — « Effet de bordure » dans une des parcelles de Dactyle.
(Cliché Laboratoire de Lutte Biologique — La Minière — Photo Burgerjon).

Le Ray-Grass, le Plantain et l'Agrostis montraient également un effet de bordure, mais moins net.

Nous attribuons cet effet de bordure indirectement à la présence de la toile métallique dans le sol. D'une part un certain nombre de plantes, en dépit de nos binages, ont poussé en dehors de l'enceinte délimitée par ce grillage, de sorte qu'elles étaient à l'abri des attaques des Vers blancs. D'autre part, il est vraisemblable que les Vers blancs qui rencontrent cette paroi au cours de leurs déplacements dans le sol se trouvent repoussés et incités à reprendre leur cheminement, ce qui les amène à quelques centimètres au moins à l'intérieur de la cage.

Que ce soit pour ces raisons ou pour toute autre encore mal définie, il n'y a eu aucun dégât sur le pourtour de nos parcelles et ainsi l'action des Vers blancs sur la végétation fut mise en évidence de façon très nette.

Seuls les trois carrés de Trèfle blanc ne furent l'objet d'aucun « effet de bordure ». — Sur toute l'étendue des parcelles on remarquait le même tapis uniformément dense et uniformément pourvu en fleurs.

Comme nous le verrons plus loin, il ne faut pas conclure de l'absence ou de la faiblesse des dégâts à un manque de Vers blancs. Les essais ont démontré le contraire, et il n'y a pas systématiquement de relation de cause à effet entre les deux phénomènes.

c) Résultats.

Le contrôle de cette expérience a été réalisé en septembre 1957 en procédant au retournement complet de toutes les parcelles et en ramassant les larves qui furent dénombrées et dont 60 furent pesées à titre d'échantillon. Ceci afin d'évaluer l'effet de l'alimentation non seulement sur le nombre de survivants mais aussi sur leur poids, de la même façon que nous l'avions fait dans les élevages de laboratoire.

Pour essayer de mettre au point, grâce aux nombreux chiffres fournis par cette importante expérimentation, une méthode de prélèvements qui permette dans l'avenir d'éviter le gros travail que représente le bêchage total des parcelles, nous avons pris soin d'effectuer le retournement par petits carrés contigus de 50 cm de côté, pour lesquels la population en larves était notée. Autrement dit, chaque parcelle de 16 m² fut découpée en 64 carrés correspondant à 64 sondages. Le tableau IX donne un exemple des résultats obtenus.

Grâce à l'obligeante collaboration de J. ARNOUX, chef du Service de Biométrie de l'I. N. R. A., nous avons pu, à partir de ces données, déterminer le nombre de trous de 1/4 m² nécessaire et suffisant pour fournir une estimation de la population des parcelles avec une approximation demeurant compatible avec les besoins de l'essai, sans avoir à

recourir au retournement intégral des carrés. L'analyse a montré que 8 sondages seraient suffisants pour cela, au moins lorsqu'on est en présence de gros Vers blancs.

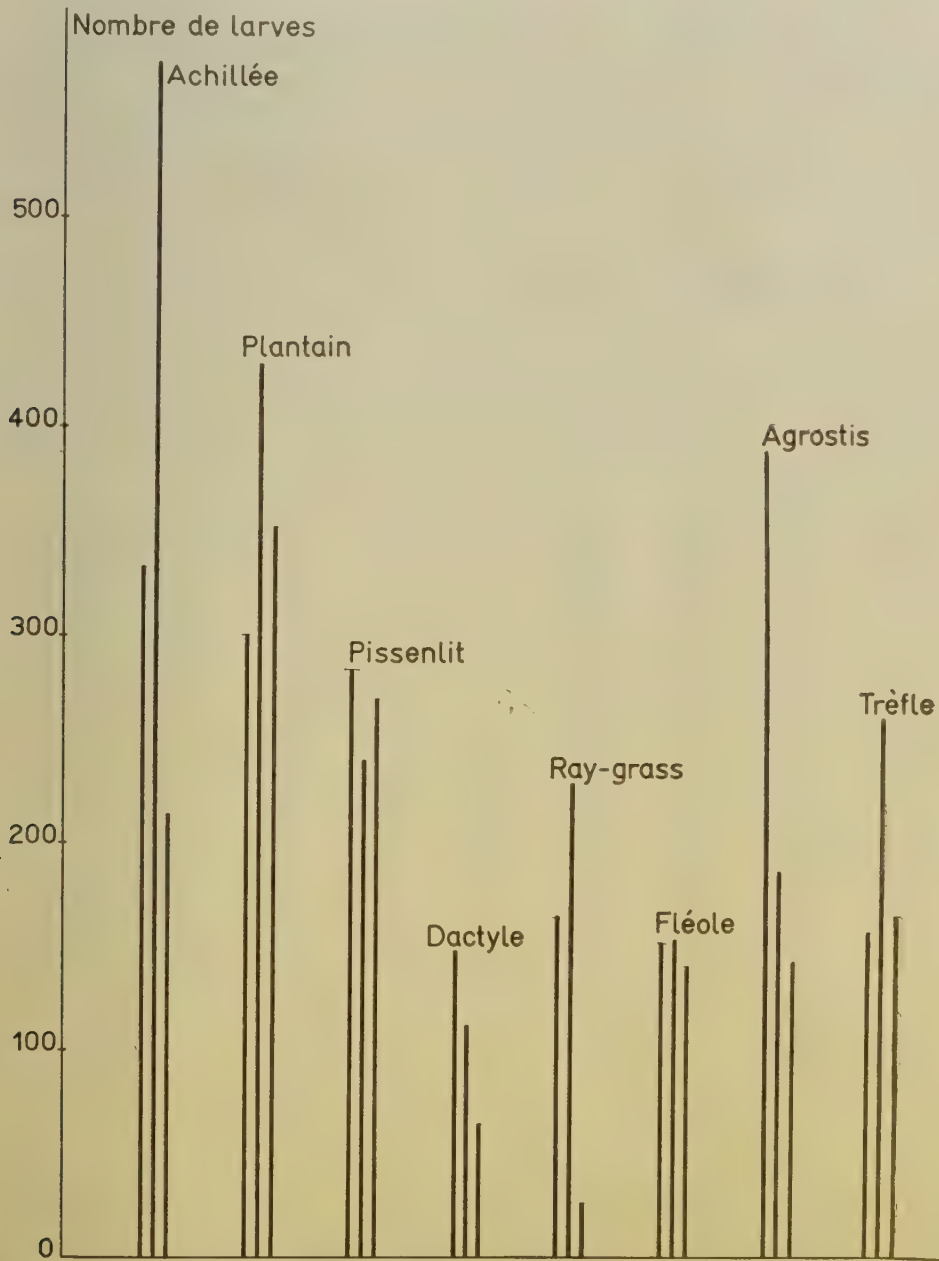


FIG. 13. — Nombre de larves récoltées dans les parcelles suivant le végétal considéré (pour chaque plante les trois colonnes correspondent à chacune des trois parcelles plantées du même végétal).

Du point de vue écologie, ces essais ont confirmé pleinement les indications obtenues en laboratoire avec les mêmes plantes, car les différences enregistrées dans les populations de Vers blancs ne peuvent être

imputées au manque de racines dans les parcelles : lors du retournement les plantes présentaient encore un système racinaire plus ou moins important.

Trois catégories de végétaux peuvent être à nouveau distinguées : les adventices, le trèfle et les graminées, aussi bien d'après le nombre de survivants que d'après le poids moyen des larves à la fin de l'expérience (fig. 13 et 14).

Les Vers blancs furent à la fois plus nombreux et plus gros dans

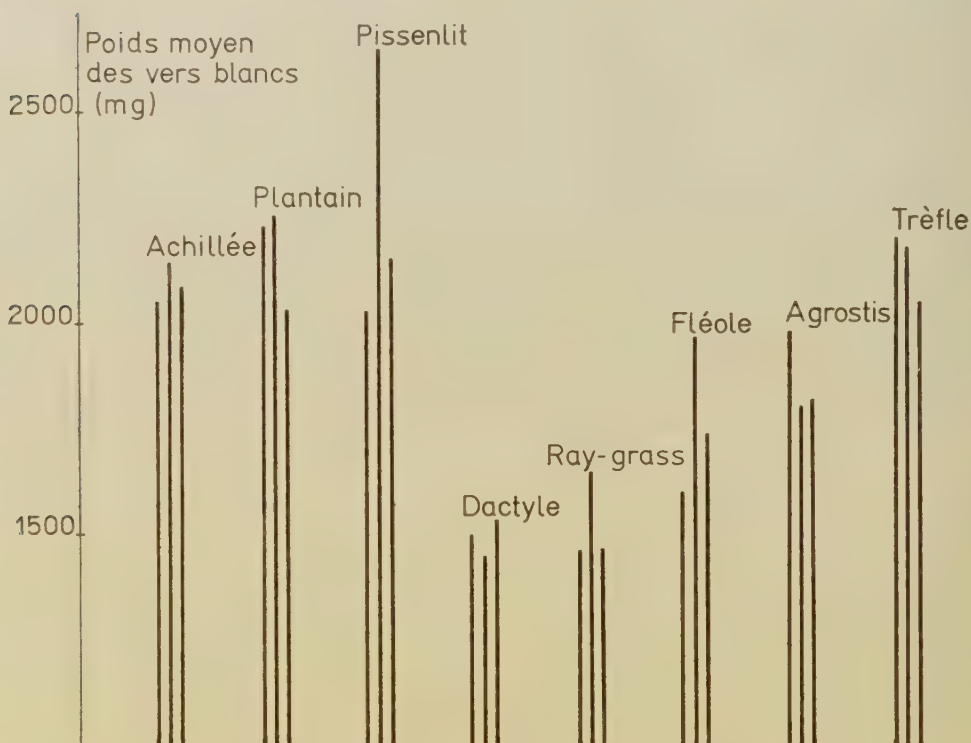


FIG. 14. — Poids moyen des Vers blancs récoltés dans les parcelles suivant le végétal (pour chaque plante les trois colonnes correspondent à chacune de trois parcelles plantées du même végétal).

les carrés d'Achillée, de Plantain, et de Pissenlit que dans les parcelles de graminées. Les différences entre ces deux types de végétaux sont hautement significatives, alors qu'à l'intérieur d'un même groupe on n'enregistre que des variations dues au hasard. Toutefois dans le cas des graminées, si l'on compare l'*Agrostis* aux autres plantes de cette famille une différence significative apparaît ainsi qu'en témoigne le tableau X.

Par conséquent, si dans l'ensemble les graminées sont défavorables à la croissance des larves de *Melolontha*, certaines espèces comme l'Agros-

tis donnent de meilleurs résultats. Nous l'avions déjà constaté dans les essais de laboratoire faits en 1955 (voir page 54).

TABLEAU IX

*Résultats du retournement de la Parcelle n° 1
(Pissenlit).*

4	4	7	1	1	0	2
5	11	5	3	4	3	2
4	6	6	3	3	3	5
7	7	3	8	5	9	0
11	4	4	5	2	4	3
11	10	8	3	5	3	1
8	9	7	8	5	6	3
5	8	4	4	1	1	2

(Chaque chiffre correspond au nombre de larves récoltées dans un carré de 50 cm × 50 cm).

III. — DISCUSSION

Dans cette expérience, nous constatons donc une concordance étroite des réactions des Vers blancs à la nature de leur nourriture au laboratoire et en essai de plein champ. Sans procéder à une extrapolation excessive, nous pensons que ce phénomène peut être généralisé et que tous les résultats obtenus en élevages de laboratoire sont valables au même titre que pour la série de 1955, car le mode opératoire, les conditions expérimentales furent toujours les mêmes tous les ans.

Les conclusions du chapitre précédent gardent donc toute leur valeur à la suite de l'expérimentation parcellaire : tous les végétaux ne sont pas capables d'assurer une croissance normale des larves du Hanneton. On enregistre au contraire d'importantes différences de développement selon la nature des racines consommées par l'insecte.

D'une façon très générale il apparaît que beaucoup de plantes cultivées, et en particulier celles qui appartiennent à la famille des Graminées, sont peu favorables alors que la plupart des mauvaises herbes sont très bonnes pour le Ver blanc.

Mais les essais parcellaires que nous venons d'analyser apportent, en plus de la confirmation des essais de laboratoire en ce qui concerne le comportement des larves, des données sur les réactions des végétaux à l'attaque des Vers blancs. Celles-ci se révèlent elles aussi très variables selon l'espèce envisagée. Ainsi nos carrés de Trèfle blanc ne présentaient pas d'altérations visibles dans leur végétation, alors que les parcelles de Dactyle faisaient l'objet de gros ravages. Or, la population moyenne étant plus importante dans le premier cas (192 L₃ par parcelle) que dans le second (107 L₃) soit presque le double. Et nous avons vu que le Trèfle était un bien meilleur aliment que le Dactyle pour le Ver blanc.

Si nous considérons deux plantes ayant sensiblement la même valeur alimentaire : le Pissenlit et le Plantain, nous constatons également une nette différence dans l'intensité des dégâts ; le pissenlit était presque détruit pour une densité de 50 L₃/m² tandis que le plantain était encore vigoureux avec 66 L₃/m².

Ceci montre que :

1° Il n'y a pas de relation de cause à effet entre l'importance des dégâts et le degré de convenance des végétaux pour les Vers blancs. Une plante comme le Dactyle souffre beaucoup des attaques de ces larves et pourtant elle n'est pas favorable à leur croissance. Le Trèfle blanc supporte sans dommages sensibles la présence d'une forte population d'insectes auxquels elle fournit cependant une alimentation très appréciée.

Deux phénomènes semblent intervenir pour expliquer cette discordance :

— d'une part, la nature et la densité du système racinaire. Des plantes comme le Plantain, pourvues de nombreuses racines fasciculées, résisteront mieux aux morsures des larves que des végétaux comme le pissenlit à racine pivotante unique ou très peu ramifiée, à valeur alimentaire égale pour le Ver blanc.

D'autre part, nos élevages en laboratoire ont démontré, et ces essais parcellaires ont vérifié, qu'il n'y a pas de parallélisme entre la consommation et la croissance (voir le tableau III, par exemple). Tous les végétaux n'ont pas la même valeur nutritive pour le Coléoptère étudié. Le Ver blanc absorbant du Dactyle, même en assez grande quantité ne

parvient pas à satisfaire ses besoins alors que l'ingestion du Trèfle blanc lui permet de se développer normalement.

2° Le seuil de tolérance dépend étroitement de la nature du végétal considéré. Par suite, s'il est assez facile de l'estimer pour une culture homogène tel qu'un champ de blé, de colza ou de betteraves, il est beaucoup plus délicat de le définir pour une plantation aussi hétérogène qu'une prairie naturelle. Nous venons de voir que les dégâts apparaîtront pour des populations larvaires différentes selon la proportion de Dactyle et de Trèfle, par exemple.

En outre, la différence de sensibilité des diverses plantes prairiales aux attaques des Vers blancs a pour conséquence une modification progressive de la composition floristique de la prairie. Dans le cas du mélange Ray-Grass — Trèfle blanc par exemple, il est à prévoir, à la suite de l'intervention des Vers blancs, une prolifération du Trèfle, plus résistant, aux dépens du Ray-Grass en partie détruit. A condition toutefois, que les Vers blancs ne se concentrent pas sur les racines de Trèfle plus nourissantes pour eux.

Jusqu'à présent, en effet, nous n'avons considéré que l'action d'une alimentation exclusive sur la larve de *Melolontha*. Il reste à examiner le comportement de cet insecte en présence de plusieurs espèces végétales comme il arrive le plus souvent dans la nature, et en particulier dans les prairies.

Pour déterminer si les Vers blancs manifestent des préférences lorsque plusieurs plantes leur sont offertes simultanément, nous avons procédé à deux types d'expériences que nous analysons dans le chapitre suivant.

VII. — LES PRÉFÉRENCES ALIMENTAIRES DU VER BLANC

Pour les mettre en évidence, nous avons proposé concurremment à des larves des différents stades plusieurs végétaux et nous avons cherché à voir vers quelles plantes elles se dirigeaient ou quelles racines étaient consommées dans ces conditions. L'expérimentation a été réalisée à la fois au laboratoire et dans la nature.

I. — ESSAIS DE LABORATOIRE

Dans une expérience préliminaire, nous avons utilisé la méthode qui paraît a priori la plus simple et qui consiste à placer différents aliments sur la circonférence d'un cercle au centre duquel sont mis les insectes. Les aliments préférés sont ceux près desquels on compte au bout d'un certain temps le plus d'individus.

C'est le système que ÈNE a également employé pour étudier l'attraction exercée sur le Ver blanc par diverses espèces végétales.

Les résultats obtenus ne furent guère démonstratifs. D'abord parce que le rythme des observations n'était peut être pas le mieux adapté à la vitesse de progression des animaux. Ensuite et surtout parce que la présence d'un insecte près d'un objet A ne signifie pas obligatoirement qu'il a été attiré par A : il a très bien pu se diriger d'abord vers son voisin B, puis se trouver détourné pour une raison ou pour une autre vers A quitte éventuellement à retourner peu après vers B ou même à aller vers C.

Nous avons donc eu recours à un autre procédé, qui consiste à soumettre l'animal à une alternative plus simple en plaçant des larves du premier stade au milieu d'un bac rectangulaire étroit dont chacune des extrémités était garnie d'une racine différente. Ces racines correspondaient aux principales catégories examinées au cours de l'expérimentation décrite dans les paragraphes précédents : deux plantes favorables à la croissance (Carotte, Achillée), deux plantes défavorables (Pomme de terre, Dactyle) et d'autre part deux types différents d'organes souterrains : formes tuberculées et racines fasciculées.

Par suite de la forte proportion d'insectes non retrouvés auprès des racines il est difficile de tirer des conclusions certaines de cette seule expérience qui mériterait d'être reprise. Elle montre toutefois que les vers blancs ne s'orientent pas seulement d'après la nourriture qui leur est offerte et que la nature, et par conséquent la valeur alimentaire du végétal n'influent qu'en partie sur la direction adoptée : les larves vont aussi bien vers la Carotte et l'Achillée, plantes assurant un bon développement que vers la pomme de terre ou la Dactyle, plantes peu propices à la croissance.

Ce phénomène a été expliqué expérimentalement en 1957 par KLINGLER qui a prouvé que les larves souterraines ont un sens de l'orientation mais que l'attraction qu'elles paraissent subir de la part des racines est due simplement à l'action du gaz carbonique qu'elles émettent. D'après cet auteur, il y aurait deux étapes dans l'orientation des larves : une orientation à longue distance provoquée par le gaz carbonique, et une orientation à courte distance en rapport avec les qualités de la source de CO_2 : nature de la plante, etc.

En fait notre expérimentation concernerait donc surtout les processus de la première catégorie, il s'agirait des phénomènes d'orientation à longue distance, et d'après le théorie de KLINGLER la quantité de CO_2 produite par les végétaux mis à l'épreuve aurait déterminé au départ le choix des larves beaucoup plus que la nature de ce végétal ; d'où les difficultés d'interprétation de cet essai.

Aussi pour compléter les données fournies et pour essayer de mettre en évidence les préférences éventuelles des vers blancs pour tel type de nourriture lorsque la possibilité d'un choix leur est offerte, nous avons eu recours à un autre type d'essai, réalisé en parcelles de plein air.

II. — ESSAIS PARCELLAIRES

Dans des parcelles du même type que celles que nous avons utilisées pour les études sur l'alimentation exclusive, nous avons soumis, à une population donnée de vers blancs, deux plantes, l'une favorable à la croissance de ces insectes, l'autre défavorable. Deux essais ont été réalisés parallèlement : l'un avec des végétaux à organes souterrains massifs : betterave sucrière, et pomme de terre, l'autre avec des plantes à racines fasciculées : plantain lancéolé et ray-grass. Chaque catégorie de plantation fut réalisée dans une parcelle de 4 m \times 4 m divisée en 4 par une cloison médiane en grillage de façon à obtenir 4 répétitions. Chacun des carrés élémentaires de 2 m \times 2 m correspondant à une expérience, fut subdivisé en 16 parties égales plantées alternativement avec l'espèce A et l'espèce B ainsi que nous l'avons schématisé dans la figure.

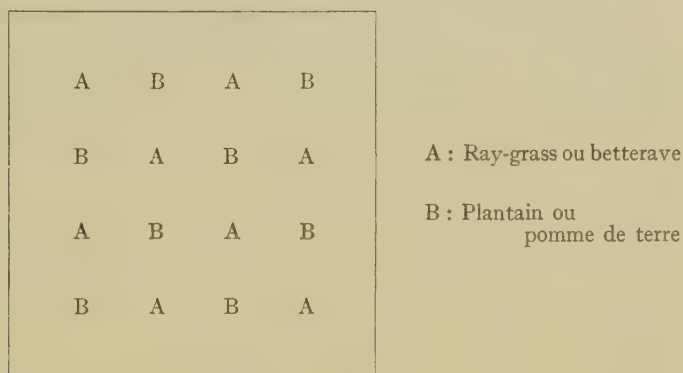


FIG. 15. — Disposition des deux végétaux A et B dans chacune des parcelles de 2 m \times 2 m

Cette expérimentation fut mise en place en avril 1957 à La Minière. Le mois suivant, un filet de pêche recouvrit chaque parcelle de 16 m² et 10 hannetons femelles capturés en vol furent lâchés dans chacun des 4 compartiments constituant la parcelle.

Les vers blancs ainsi déposés furent laissés indemnes de tout dérangement pendant 1 an pour que leurs préférences éventuelles se révèlent de façon bien marquée au moment du contrôle. Après une année d'expérience (ce qui équivaut en fait, à 6 mois de vie active par suite de l'arrêt de développement pendant l'hiver) nous avons procédé au bêchage des deux parcelles en juin 1958, en opérant par petits carrés successifs de 50 cm de côté, ce qui correspondait chaque fois à l'examen d'une seule espèce végétale. Pour chacun de ces carrés étaient notés le nombre de larves récoltées et leur stade. Par suite du temps froid et pluvieux du printemps 1958, en effet, beaucoup d'insectes étaient encore au deuxième stade, voire même pour quelques-uns au premier stade, alors qu'en année

plus normale, la deuxième mue a lieu généralement au début de juin.

Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau XI.

Dans les deux cas, les larves à en juger d'après leur situation au moment du retournement montrent une préférence nette pour une espèce : plantain et betterave. Il en est ainsi pour toutes les parcelles et l'analyse statistique opérée après transformation des données en leur racine carrée indique que les différences sont hautement significatives.

TABLEAU XI

*Répartition des vers blancs en présence de deux végétaux,
en essai parcellaire.*

Végétal	Nombre de vers blancs dans les différentes parcelles.				Total
	I	II	III	IV	
Plantain	56	61	44	78	239
Ray-Grass	32	31	16	68	147
Betterave sucrière	18	15	35	20	88
Pomme de terre.....	11	11	22	16	60

Par conséquent, une population de vers blancs se distribue en fonction de la qualité de la nourriture offerte par le couvert végétal et la plus grande partie des individus se rassemble au pied des végétaux les plus favorables pour la nutrition et la croissance. Il en est ainsi dans notre expérience limitée à quatre espèces végétales prises comme exemple, mais il y a toutes raisons de penser que ces résultats peuvent se généraliser dans une large mesure et que dans l'ensemble, les vers blancs se montrent aptes à choisir la nourriture qui convient le mieux à leur développement après avoir vraisemblablement procédé par essais et erreurs : attirés, si l'on admet l'hypothèse de KLINGLER, par le CO_2 émis, ils ne restent que dans la mesure où la plante les satisfait en tant qu'aliment, sinon ils l'abandonnent rapidement et guidés par d'autres sources de gaz carbonique, s'en vont vers d'autres racines qu'ils adoptent ou non suivant leurs qualités gustatives et nutritives.

Maintes observations que nous avons eu l'occasion de faire au cours de sondages confirment ces faits expérimentaux : en prairie par exemple les Vers blancs sont très fréquents au pied des Pissenlits ou des Plantains.

Des expériences complémentaires seraient nécessaires pour mieux établir le déterminisme du choix de la nourriture par les Vers blancs et des essais en ce sens sont prévus. Cependant les expériences que nous venons de décrire indiquent que les racines les plus nutritives sont les plus fréquentées par ces larves mais non exclusivement et que des plantes

peu favorables à la croissance sont attaquées également même en présence devégétaux plus appréciés, ce qui met de nouveau en relief la distinction à faire entre la consommation et la valeur alimentaire d'une espèce végétale donnée.

VIII. — CONCLUSIONS

Des différences très sensibles de développement des larves de *M. melolontha*, élevées en laboratoire ou maintenues en parcelles dans la nature, sont donc enregistrées selon la nature de la plante consommée lorsque celle-ci est absorbée de façon exclusive et continue. Cette influence importante de l'alimentation a des conséquences agronomiques aussi bien que physiologiques.

Au point de vue écologie, les résultats obtenus prouvent que si les Vers blancs s'attaquent à de nombreux végétaux tous ne leur conviennent pas au même degré. Certaines plantes même se comportent comme toxiques, au moins au bout d'un certain temps.

Les élevages mentionnés ici n'ont eu pour but que d'étudier le comportement et le développement des vers blancs suivant la nature de l'alimentation. Puisque ces essais ont mis en évidence une nette influence de la plante nourricière sur le taux de mortalité et l'évolution pondérale des animaux expérimentés, il nous reste à rechercher dans les végétaux les plus caractéristiques de chaque catégorie, les constituants chimiques responsables des variations ainsi notées.

Ce travail est délicat et complexe, car il est nécessaire tout d'abord de mettre au point une technique de prélèvement des racines qui conserve à ces organes le maximum de leur intégrité. D'autre part, de très nombreuses analyses sont à prévoir pour parvenir à déceler les carences éventuelles ; celles-ci peuvent être soit d'ordre qualitatif : un élément indispensable à la croissance du ver blanc ne se trouve pas dans la plante considérée, soit d'ordre quantitatif : les proportions relatives de divers principes fondamentaux pour l'insecte ne sont pas respectées dans cette plante.

Nous venons de l'entreprendre sur deux plantes fourragères très appréciées par l'éleveur mais correspondant à deux cas opposés pour le ver blanc : la Luzerne et le Dactyle.

Parmi les plantes souffrant beaucoup des attaques des vers blancs, il y en a qui sont favorables au développement du ravageur, comme le Pissenlit, mais il en existe également qui lui sont tout à fait défavorables, comme le Dactyle, alors que des végétaux très propices à la croissance des larves, tels que le Leucanthème ou l'Achillée, supportent sans dommages apparents de fortes populations.

On peut donc admettre que les racines du Dactyle, de très faible valeur alimentaire, n'assurent qu'une croissance médiocre, malgré une consommation importante, vraisemblablement par suite de carences

qualitatives fondamentales tandis que celles du *Leucanthème* même absorbées en quantité relativement réduite permettent le développement d'un grand nombre de vers blancs. Cependant la nature et la vitalité du système racinaire interviennent également : des végétaux à racines abondantes et multiples poussant rapidement résistent mieux (*achillée*), à valeurs alimentaires égales, que des plantes à racines peu nombreuses et de croissance lente (*pissenlit*).

D'autre part, nos résultats biologiques tendent à montrer une certaine relation entre la valeur alimentaire pour les larves de *M. melolontha* et la famille botanique.

Ainsi toutes les composées expérimentées : *Bellis perennis* L, *Leucanthemum vulgare* Lam, *Achillea Millefolium* L, *Taraxacum Densleonis* L, *Hypochaeris radicata* L, *Sonchus arvensis* L, se sont révélées hautement favorables à cet insecte tandis que la plupart des graminées se sont classées comme de médiocres ou de mauvais aliments et que les trois solanacées envisagées : *Solanum*, *Lycopersicum* et *Nicotiana* constituent une très mauvaise nourriture pour les vers blancs qu'ils paraissent intoxiquer à plus ou moins longue échéance.

Cette relation souligne l'importance de la composition biochimique des racines pour le développement des larves du Hanneton, les plantes d'une même famille ayant des affinités chimiques maintes fois reconnues (WEHMER 1929).

Au point de vue agronomique nos essais montrent que la notion de seuil de tolérance considérée jusqu'à présent comme un phénomène quantitatif doit être, au moins pour les prairies, dotée d'un correctif d'ordre qualitatif : les dégâts, dans ce biotope où coexistent de multiples végétaux, ne sont pas seulement fonction du nombre de ravageurs mais aussi de la composition floristique de l'association végétale. Suivant la proportion relative de graminées, de légumineuses, de composées etc., une même surface de prairie dans les mêmes conditions de sol et de climat supportera sans dommages sensibles un nombre différent de Vers blancs.

Quant aux prairies temporaires, leur seuil de tolérance ne sera pas le même pour des champs de luzerne et pour des parcelles de dactyle ou de ray-grass. Il est donc utile, en particulier pour décider de l'opportunité ou non d'un traitement, de préciser le nombre de larves que les principaux types de cultures fourragères peuvent tolérer. Ces précisions sont d'autant plus importantes que cette catégorie d'emblavement est en pleine extension du fait des besoins de l'élevage. Aussi avons-nous entrepris une expérimentation en parcelles pour définir l'influence de populations données de larves sur le rendement de quelques plantes fourragères, les premiers essais portent sur le dactyle et la luzerne, comme nous l'avons mentionné dans le paragraphe précédent.

D'autre part, il apparaît que de nombreuses mauvaises herbes,

autres que les graminées, représentent la meilleure source de nourriture pour les Vers blancs ; par conséquent ce sont les terres en friche, les champs mal entretenus qui entretiennent les plus fortes populations de larves. Pour réduire naturellement celles-ci, il convient donc d'éliminer le mieux possible de telles mauvaises herbes, tant dans les cultures que dans les prairies naturelles. Ces dernières étant les plus importantes à cause de leur permanence. La lutte contre les Vers blancs ne peut donc que se trouver facilitée par les nouvelles méthodes de production fourragère préconisées depuis ces dernières années : retournement des herbages, création de prairies temporaires plantées de quelques espèces sélectionnées, etc. Il ne faut pas trop compter, en effet, sur ces plantes favorables au développement pour servir de plantes-pièges car il n'y a pas de relation étroite entre la qualité de l'aliment et le choix fait par le Ver blanc.

Par contre, ces cultures à haut rendement, bien entretenues, supposent qu'il y ait au départ une densité de Vers blancs assez faible, car ces ravageurs n'ayant plus les adventices pour s'alimenter s'attaqueront aux racines des plantes ensemencées et leur causeront des dégâts d'autant plus graves qu'il s'agira le plus souvent de plantes peu favorables à leur croissance. Une fois cette condition réalisée, soit naturellement soit après un traitement approprié, il y a toutes raisons de penser, d'après l'expérimentation que nous venons d'analyser, que la population de Vers blancs demeurera peu importante, l'ensemble de la végétation étant peu favorable à la croissance des insectes.

En ce qui concerne la dégradation des prairies constatée après une forte pullulation de larves : pousse des leucanthèmes, disparition des graminées, etc. elle paraît essentiellement liée à l'écologie du Végétal plutôt qu'à une répercussion de l'activité larvaire : les leucanthèmes prolifèrent non pas parce qu'ils sont épargnés par les Vers blancs, mais parce que leurs graines se trouvent dans une terre dénudée, superficiellement ameublie qui doit être très propice à la germination et à la propagation de ces plantes.

Ce phénomène, si l'Homme n'intervient pas, entraîne l'implantation d'une flore à la fois particulièrement favorable au développement des générations futures de vers blancs et résistant bien aux attaques de ces Coléoptères de sorte que dans la friche ainsi établie, les larves de *M. melolontha*, pourront se maintenir en très grand nombre.

D'où la nécessité de retourner les prairies ayant subi de telles modifications pour éviter qu'elles deviennent des foyers de hannetons susceptibles de contaminer par la suite les cultures du voisinage. Il faut toutefois rappeler qu'un processus de régulation, caractéristique des phénomènes biologiques, intervient pour réduire ces populations importantes lorsqu'elles deviennent trop denses : ce sont souvent les prés les plus ravagés d'où sortent le moins de hannetons (ROBERT, 1953), la mortalité

élevée constatée dans ces conditions pouvant être due, soit à une action directe du manque de nourriture, soit à une influence indirecte sur la résistance des insectes aux maladies, aux parasites ou aux facteurs climatiques défavorables.

Il s'établit ainsi une sorte d'équilibre qui limite, au moins dans le temps, les proliférations trop importantes de ces ravageurs : d'une part les attaques des vers blancs favorisent les végétaux susceptibles d'entretenir de fortes populations d'insectes, mais d'autre part, des densités trop élevées de larves dans une même parcelle entraînent une mortalité considérable.

Mais cet équilibre n'intervient qu'au cours des générations successives et avant qu'il ne soit réalisé, les Hannetons issus des friches et des prairies dégradées ou mal entretenues ont eu la possibilité de pondre dans les champs cultivés. Il est donc utile de veiller dans toute la mesure du possible à la suppression de ces zones de multiplication de *M. melolontha*.

Enfin, la sensibilité des vers blancs à la nature et à la composition chimique des racines des végétaux offre la possibilité de rechercher l'existence et de tenter la sélection, parmi les principales plantes cultivées, de lignées résistant davantage aux attaques de ces ravageurs que la plupart des souches actuellement utilisées. Travail considérable mais dont l'importance agronomique et économique n'est pas à souligner et qui correspond à un aspect encore mal connu de la lutte biologique contre le Hanneton, alors que cette méthode a fait l'objet de nombreuses recherches et a permis des applications pratiques dans le cas de nombreux autres phytophages (PAINTER, 1951).

RÉSUMÉ

1. L'alimentation des larves de *M. melolontha* a été étudiée en élevages de laboratoire et en essais parcellaires en vue d'estimer les quantités de nourriture absorbées par ces insectes, et de déterminer la valeur alimentaire des principales plantes de nos prairies et de nos cultures.

2. Les essais de consommation ont été effectués en élevant des vers blancs en laboratoire avec des racines de carotte pesées régulièrement ; il a été montré pour ce végétal, qu'au cours de sa vie une larve absorbe une soixantaine de grammes de matières fraîches. Avec ces expériences nous avons pu définir des indices de croissance et de consommation pour ce Coléoptère et nous avons mis en évidence la brusque et importante augmentation tant de l'appétit que de la capacité digestive qui se manifeste au début du troisième stade.

3. En élevant les larves isolément en boîte d'aluminium avec les racines de 33 plantes présentées en exclusivité, il est apparu que la nature du végétal consommé par les larves de *M. melolontha* est un facteur déterminant pour la survie et le développement de ces insectes. Trois types de plantes peuvent être distingués :

a) certains végétaux se révèlent toxiques lorsqu'ils sont ingérés de façon exclusive et continue : par exemple, la pomme de terre ;

b) d'autres constituent une médiocre source de nourriture : la plupart des Graminées ;

c) d'autres enfin assurent une croissance rapide à un grand nombre d'individus : les plantes de la famille des Composées étudiées, la carotte, la betterave etc...

4. Des essais de plein air effectués dans des parcelles de 4 m × 4 m contaminées en Vers blancs par des femelles prêtes à pondre et plantées de façon homogène et exclusive avec 8 des principaux végétaux étudiés en laboratoire ont confirmé pleinement les résultats obtenus en élevage.

5. Les essais parcellaires ont en outre démontré un phénomène important : l'absence de concordance entre le degré de convenance d'un végétal pour les Vers blancs et la gravité des dégâts subis par cette plante du fait de l'activité des insectes. Au contraire, beaucoup de racines défavorables au Ver blanc ((beaucoup de Graminées prairiales), sont très attaquées alors que la plupart des plantes propices aux ravageurs ne présentent que des altérations légères. Ceci est dû à la structure du système racinaire mais aussi à la grande variabilité de la valeur alimentaire pour les larves de *M. melolontha* des racines considérées. Les racines de grande valeur alimentaire permettent un bon développement de l'insecte même si elles sont ingérées en faible quantité, tandis qu'un grand volume de matières peu nutritives ne donne qu'un développement limité par suite de carences qualitatives.

6. En présence de plusieurs végétaux de valeur nutritive différente les préférences alimentaires des Vers blancs se manifestent moins nettement, l'orientation puis le maintien des larves près des racines paraissent dépendre de certaines propriétés physiques de celles-ci plus que de leur valeur alimentaire.

7. Outre leur intérêt physiologique ces résultats, au point de vue agronomique, montrent que la définition d'un seuil de tolérance est plus délicat qu'on le suppose généralement, surtout pour les prairies naturelles.

Compte tenu des facteurs de régulation naturelle des populations de Vers blancs, il apparaît que les terres envahies par les mauvaises herbes, les prairies dégradées etc. dont la flore est éminemment favorable à la croissance de ces insectes, constituent des foyers de ravageurs dangereux pour les champs voisins et que l'entretien des prairies doit être considéré comme un procédé de lutte contre les Vers blancs.

D'autre part, les résultats obtenus permettent d'envisager l'étude de la sélection de lignées de plantes plus résistantes aux attaques des larves de *M. melolontha*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARNOUX (J.) et HURPIN (B.). — Méthode d'étude des populations de Vers blancs pour des essais parcellaires. *Phyt.-Phyt.* Séance du 16 oct. 1957 (sous pressel)
- BLUNCK (H.). — Ueber die Möglichkerten zur Bekämpfung der Maikäferengerlinge mittels landwirtschaftlicher Kulturmassnahmen. *Z. Pflanzenk. und Pflanzenschutz*, **48**, p. 253-272, 1938.
- BLUNCK (H.). — Ueber die Ursachen des Massenwechsels von *Melolontha melolontha* L. Verb. VII Intern. Kongress f. Ent. Berlin. III, p. 2175-2189, 1938.
- ENE (I. M.). — Experimentaluntersuchungen über das Verhalten des Maikäferengerlings (*Melolontha spec.*). *Z. angew. Ent.*, **29**, p. 529-600, 1942.

- FIDLER (J. H.). — Some notes on the biology and economics of some British Chafers. *Ann. Appl. Biology*, **23**, p. 409-427, 1936.
- GRISON (P.). — Les facteurs alimentaires de la fécondité chez le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata* Say (Col. Chrysomelidae). *Ann. Epiphyties*, p. 305-381, 1957.
- GYRISCO (G. G.), WHITCOMB (W. H.), BURRAGE (R. H.) etc. — Biology of the European Chafer *Amphimallon majalis* Raz (Scarabeidae). *Cornell University Agric. Exp. Sta. Memoir*, **328**, 35 p., 1954.
- HEDIN (L.). — Note sur les dégâts des Hannetons dans les prairies. *Bull. Soc. Amis Sci.*, Rouen, 1948.
- HURPIN (B.). — Influence de l'alimentation sur la croissance du premier stade larvaire de *Melolontha melolontha* L. (Coléoptère Scarabeidae). *C. R. Soc. Biol.*, **149**, 2107-2109, 1955.
- HURPIN (B.). — Prévision de la date des sorties printanières du Hanneton par les enfouissements de Vers blancs et d'imagos. *Rev. Soc. Sav. Hte Normandie*, **1**, p. 95-101, 1956.
- HURPIN (B.). — Remarque sur l'élevage des Vers blancs en laboratoire. *Rev. Zool. Agric. Appl.*, **57**, p. 28-33, 1958.
- KLINGLER (J.). — Ueber die Bedeutung des Kohlendioxyds für die Orientierung der Larven von *Otiorrhynchus sulcatus* F., *Melolontha* und *Agriotes* (Col.) im Boden. (Vorläufige Mitteilung). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **30**, p. 317-322, 1957.
- KRUGER (K.). — Zur biologischen Maikäferbekämpfung. *Anz. Schädlnsk*, **9**, p. 108, 1933.
- LAUGHLIN (R.). — Storage and Utilization of reserves by the garden chafer, *Phyllopertha horticola* L. *J. Exp. Biol.*, **33**, p. 566-575, 1956.
- LAUGHLIN (R.). — Biology and ecology of the garden chafer, *Phyllopertha horticola* L. III. The growth of the larva. *Bull. Ent. Res.*, **48**, p. 127-154, 1957.
- LEGAY (J. M.). — La prise de nourriture chez le Ver à soie. *Ann. Epiphyties*, 1957.
- MAUVE (K.). — Ueber die Bekämpfung des Maikäfers. *Anz. Schädlnsk*, **8**, p. 70, 1932.
- PAINTER (R. H.). — Insect Resistance in Crop plants. — *The Mac-Millan Company*. New York, 520 pages, 1951.
- RICOU (G.). — Intoxication des larves de *Melolontha melolontha* L. par la tyrosine et la bétaine. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **147**, p. 791-93, 1953.
- ROBERT (P.). — L'évolution d'une population de Hannetons communs (*Melolontha melolontha* L.) dans un foyer simple à Rouffach (Ht-Rhin). *Ann. Epiphyties*, p. 257-281, 1953.
- REGNIER (R.). — Résultats de l'enquête et des récentes recherches sur les Hannetons. *C. R. Ac. Agric.*, 12 mars 1941.
- THIEM (H.). — Ueber Erfahrungen bei der Aufzucht von Engerlingen. *Verh. Deuts. Ges. angew. Ent.*, p. 77-95, 1949.
- VAGO (C.). — L'enchaînement des maladies chez les Insectes. *Thèse Fac. Sci. Marseille*, 1956.
- WEHMER (C.). — Die Pflanzenstoffe. *Iena*, 1511 pages, 1929.
- ZIMMERMANN (R. A.). — Biologische Engerlingsbekämpfung. *Anz. Schädlnsk*, **9**, p. 26, 1933.
- ZWEIGELT (F.). — Der Maikäfer. Berlin, 1928.

PHYSIOLOGIE DU VER A SOIE

PAR

J. M. LEGAY

Station de Recherches séricicoles, Alès.
(suite)

CHAPITRE III

LES FONCTIONS DE NUTRITION

Les fonctions de nutrition ont une importance d'autant plus grande que le Ver à soie est un animal domestique. Sa santé, sa production de soie, sa fécondité dépendent étroitement de l'ajustement des techniques d'élevage et d'alimentation au niveau de sélection des races utilisées.

I. — L'alimentation

1. — La nourriture

Tout le monde sait que le Ver à soie s'élève normalement grâce aux feuilles de Mûrier.

Mais les feuilles de Mûrier ne constituent pas un aliment de composition constante, bien au contraire. Leur teneur en eau, en sels minéraux, en protéides et en glucides varie grandement en fonctions de divers facteurs. Les uns sont naturels : l'âge de la feuille (25, 43, 44, 118, 182), la saison, les conditions météorologiques ; les autres sont artificiels (181) : la taille de l'arbre, les engrais, les façons culturales. Les études de physiologie de la nutrition, aussi bien que les techniques d'élevage doivent tenir compte de ces variations.

Le Mûrier a été « domestiqué » en même temps que le Ver à soie ; il a évolué en fonction même des techniques d'élevage et de la sélection propre du Ver à soie. On a sélectionné les arbres à feuilles larges, permettant donc une rapide cueillette, à pétioles cassant facilement, les arbres à tiges présentant de courts entre-nœuds, plus récemment les arbres à feuillage riche en composés azotés.

Ainsi Ver à soie et Mûrier forment un ensemble difficile à dissocier, un tout dont les deux parties ont été façonnées au cours des siècles l'une pour l'autre. Il ne faut pas s'étonner outre mesure si le Ver à soie actuel, contrairement à son ancêtre supposé (*Theophila mandarina*) qui reste polyphage, s'est inféodé assez

étroitement au Mûrier. Cependant il accepte les feuilles d'autres plantes qui sont des « succédanés » du Mûrier, feuilles dont le goût et peut-être la composition ont quelques points communs avec celui et celle des feuilles de Mûrier (11, 22, 111, 158). Il s'agit surtout du Scorsonère (112, 157, 185) et du *Podospermum* (145), deux composées qui donnent les meilleurs résultats. D'autres feuilles, comme celles du Salsifis (composée également) et du *Maclura* (proche parent du Mûrier) sont très bien acceptées par le Ver, mais portent préjudice à sa santé.

2. — L'ingestion

Le Ver à soie placé devant une feuille de Mûrier fraîche mange de façon continue ; en particulier son activité dans ce domaine ne présente pas de rythme nycthéméral (27, 79). Cependant il ne mange pas sans arrêt ; il effectue en réalité de petits repas successifs (169). Au 4^e âge par exemple, on note une douzaine d'ingestions principales en 24 h. Au total, l'activité alimentaire est de l'ordre de 8 à 9 h, répartie sur toute la journée. S'il n'y a aucune période de plus d'une heure pendant laquelle le Ver ne consomme pas, il y a par contre une assez grande variation dans l'intensité de la prise de nourriture d'une heure à l'autre (voir fig. 11). Fait curieux, l'excrétion s'effectue de son côté de façon remarquablement régulière (114).

L'âge du Ver influe, comme on pouvait s'en douter, sur sa consommation : 14 mg au 1^{er} âge, 55 mg au 2^e âge, 300 mg au 3^e âge, 1 500 mg au 4^e âge et 8 000 mg au dernier âge sont nécessaires pour assurer un développement normal. De façon plus précise, la consommation relative (c'est-à-dire la consommation réelle rapportée au poids) varie de façon cyclique à chaque intermue avec un maximum au milieu de l'âge et des minima à proximité des mues (66, 101, 114).

Les chenilles femelles, tout au moins au 5^e âge, consomment un peu plus que les mâles (jusqu'à 20 p. 100) (95).

Enfin, l'état de jeûne, s'il n'est pas excessif, excite l'appétit du Ver, qui est alors capable d'ingérer jusqu'à six fois plus de feuilles dans le même temps qu'un Ver témoin non privé de nourriture.

Parmi les facteurs externes, la température joue un rôle très important (101). En dessous de 12°, il n'y a pas d'activité alimentaire, de même que vers 40°. Entre 18 et 28°C, la quantité ingérée fait plus que doubler : on dit que le coefficient de température est de l'ordre de 2,5 (114).

La qualité de l'aliment proposé est loin d'être indifférente. Les quantités consommées peuvent différer de 10 à 40 p. 100 selon l'âge de la feuille, la variété de Mûrier et bien entendu l'espèce végétale (113, 114, 179).

A la limite, lorsque le Ver refuse complètement d'entamer les feuilles d'une espèce donnée, il se pose un double problème : quelles sont les substances chimiques, qui, présentes dans certaines espèces, déterminent le Ver à manger et absentes dans d'autres le conduisent à se laisser mourir de faim devant une nourriture qui lui conviendrait peut-être ?

Quels sont les organes sensoriels récepteurs qui permettent au Ver de distinguer aussi subtilement les aliments qu'on lui propose ?

Il n'y a pas encore de réponse définitive à la première question. Cependant, on vient d'isoler récemment (187) les substances qui attirent le Ver à soie dans les feuilles de Mûrier : il s'agirait de β - γ -hexenol chez les jeunes larves et de α - β -hexenal chez les larves plus âgées. Reste à savoir si ces substances déterminent aussi la prise de nourriture, sinon à les trouver.

Quant à la seconde question, on sait maintenant que les récepteurs sont

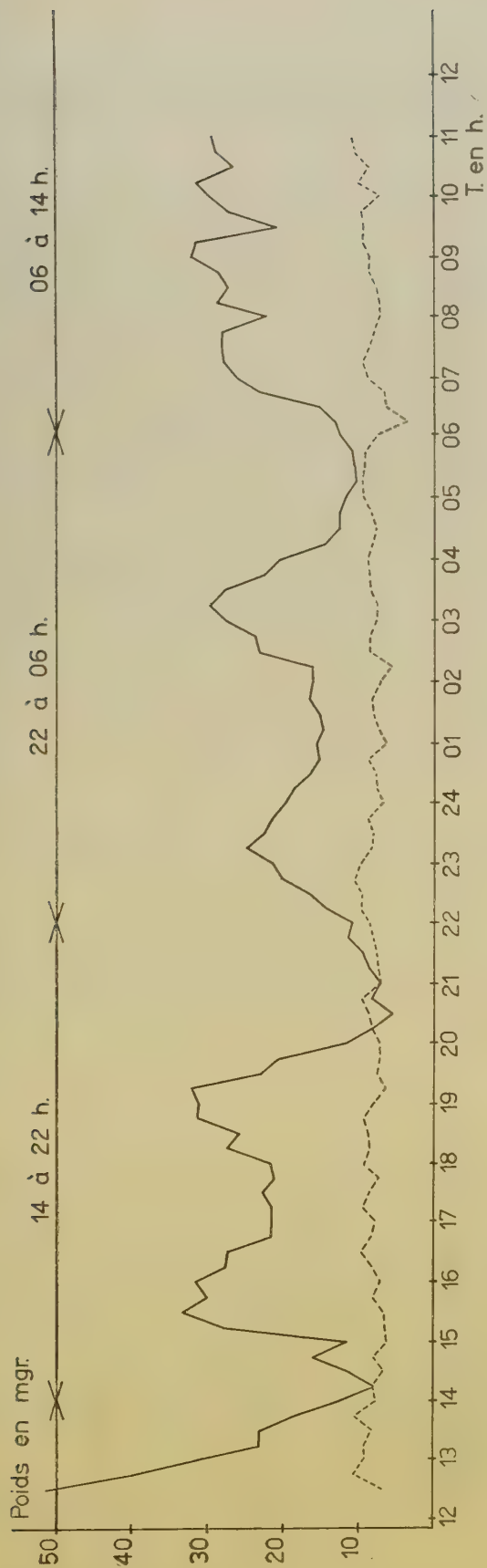


FIG. 11. — *Prise de nourriture et excrétion au cours de 24 heures.* — Variations des quantités ingérées (trait plein) et excrétées (pointillé). Les mesures correspondantes ont été effectuées tous les 1/4 d'heure pendant 24 heures sur 15 chenilles du quatrième âge.

localisés sur les antennes tant qu'il s'agit d'une attraction à longue distance (c'est-à-dire quelques cm), sur les maxilles lorsqu'il s'agit du contact, c'est-à-dire d'un sens plus gustatif qu'olfactif (177).

Ces exigences alimentaires du Ver à soie sont une des raisons principales des difficultés économiques de la sériciculture qui ne peut être pratiquée n'importe où, ni en n'importe quelle saison. C'est pourquoi de nombreuses recherches s'efforcent de résoudre le problème par des voies d'ailleurs très diverses : recherche des succédanés, essais de conservation des feuilles de Mûrier en particulier par cuisson (115), obtention de mutants à organes des sens dégénérés par irradiation aux rayons X (174).

3. — La digestion

Le broyage opéré par les mandibules est assez fin, puisque les petits morceaux de feuilles ingérés présentent une taille qui est de l'ordre du $1/10^e$ de mm au début et du $1/2$ mm à la fin de la vie larvaire.

Ces morceaux sont brassés dans l'intestin grâce à des mouvements divers, mais ceux-ci n'atteignent jamais l'importance et l'efficacité de la digestion mécanique telle que nous la connaissons chez les Vertébrés supérieurs. La seule action énergétique se situe au niveau de la presse de l'intestin postérieur qui donne une forme aux excréta et permet la reprise d'eau par l'organisme.

En définitive, le transit intestinal s'effectue en 2 ou 3 heures. Mais ce temps est un minimum ; il peut se prolonger dans certains cas, ou pour une partie du bol alimentaire (1, 114, 117, 146, 166). La régurgitation ne se produit jamais normalement, mais est fréquente sous l'action d'anesthésiques comme le gaz carbonique ou l'éther.

L'excrétion des résidus de la digestion est un phénomène très régulier, comme nous l'avons déjà noté, une fois par heure environ au 4^e stade larvaire, soit 60 à 120 mg par jour au cours du même âge.

L'opposition entre le rythme d'ingestion et d'excrétion s'explique assez bien, puisque l'innervation des parties antérieures et postérieures du tube digestif est d'origine différente. En effet le système stomato-gastrique étend son influence jusqu'à l'intestin moyen, tandis que ce sont les nerfs du dernier ganglion abdominal qui contrôlent l'intestin postérieur.

Le bol alimentaire subit donc essentiellement une digestion chimique qui s'effectue en milieu très alcalin (pH 9 à 10), l'un des plus alcalins de tous les Insectes (188).

De nombreuses diastases (175) participent à la transformation de l'aliment en principes assimilables. Amylases et maltases qui transforment l'amidon en glucose, glycogénase le glycogène en glucose, invertase le saccharose en sucre inverti ; une trypsine qui transforme les protéines en acides aminés à été signalée depuis longtemps, une transaminase, plus récemment ; une lipase qui transforme les graisses (42). Enfin bien que le détail du phénomène ne soit pas encore connu, il est à peu près certain maintenant que la cellulose est partiellement attaquée.

Certaines de ces diastases semblent avoir une localisation fonctionnelle, par exemple protéase, amylase et saccharase dans la partie postérieure de l'intestin moyen (192). Le phénomène de la localisation fonctionnelle est par ailleurs confirmé par l'absorption des composés phosphorés, qui est plus active dans cette même partie de l'intestin (85).

Les amylases ont donné lieu à d'intéressantes recherches, car leur activité

varie selon les races à la fois dans le tube digestif (126) et dans l'hémolymphe (98). On trouve en fait deux types d'amylases qui appartiennent cependant au même groupe (α -amylases) et ne diffèrent que par leur teneur en protéine (161).

Les cellules intestinales possèdent d'autre part, une phosphatase alcaline (69, 170), concentrée dans la bordure striée de l'intestin moyen, dont l'activité change au cours du développement avec un maximum d'activité au milieu du 5^e âge. De la même façon une oxydase (probablement une cytochrome oxydase) réagit fortement pendant la période de grande activité alimentaire (178).

Le contenu intestinal est par ailleurs remarquablement pauvre en micro-organismes, dont le rôle dans la digestion est par conséquent très réduit, au moins au point de vue énergétique (125). Il n'est pas impossible cependant que la source de certaines vitamines se trouve dans cette flore (les *actinomyces* pour la cobalamine par exemple).

L'absorption par le tube digestif des substances nutritives est liée à la perméabilité de la membrane péritrophique et à celle de la paroi intestinale elle-même. Cette perméabilité dépend de nombreux facteurs parmi lesquels il faut signaler la structure génétique de l'individu et les phénomènes respiratoires. Si le système trachéen est bloqué (par obturation de quelques spiracles) ou si l'atmosphère contient 5 p. 100 de gaz carbonique, la perméabilité intestinale est augmentée.

L'absorption des pigments d'origine alimentaire (caroténoïdes, flavones) et ses variations selon les races ou pour une même race selon le sexe ou selon l'âge du Ver, constituent un problème important, d'ailleurs bien étudié, parce que c'est de ce phénomène que dépendent la couleur du sang et en partie celle de la soie (87).

Les pigments chlorophylliens, qui sont comme les caroténoïdes, mieux absorbés par les mâles que les femelles, sont complètement transformés ; en particulier l'anneau porphyrique est brisé. (197).

L'absorption des poisons a été peu expérimentée chez le Ver à soie.

L'absorption des glucides et des protides est toujours très importante, comme le prouve l'étude des bilans et du métabolisme. Mais on commence seulement à élucider sous quelle forme ils le sont et à déterminer leur utilisation ultérieure.

4. — Les bilans.

On peut estimer de façon globale l'utilisation par le Ver à soie des principes nutritifs contenus dans sa nourriture. Les indices correspondants ont le grand intérêt de permettre de nombreuses comparaisons entre aliments, entre races de Vers, entre techniques d'élevages.

Le *coefficient d'utilisation digestive* est le rapport de la quantité d'aliments retenue à la quantité ingérée. La quantité retenue est elle-même égale à la quantité ingérée diminuée de la quantité excrétée.

Le *rendement de croissance* peut de son côté être défini comme le rapport entre la quantité de nourriture retenue et le gain de poids.

Ces indices peuvent être estimés en poids frais et en poids secs. Au 4^e stade larvaire, on trouve les chiffres suivants (114) :

	Poids frais			Poids sec
	Avril	Mai	Juillet	Mai
Saison d'élevage.....				
Coefficient d'utilisation digestive.....	0,62	0,58	0,43	0,30 - 35
Rendement de croissance.....	0,87	0,80	0,58	0,60

On note que l'utilisation de l'aliment par le Ver est très sensible à la saison, c'est-à-dire à la qualité de la feuille.

D'autre part, le Ver à soie maintient sa teneur en eau autour de 88 p. 100 bien qu'il ingère des feuilles contenant en moyenne 70 p. 100 d'eau, en rejetant des excreta qui n'en contiennent que 50 p. 100. Mais ce bilan valable au 4^e stade varie légèrement selon l'âge du Ver.

L'étude de bilans plus détaillés conduit à déterminer la *digestibilité* pour le Ver des grands groupes de produits organiques. On trouve ainsi pour une race bien connue en France les chiffres suivants (130) :

Stade larvaire	Composés organiques	Protides	Graisses	Cellulose	Produits non azotés
4 ^e	73,8	89,0	95,5	48,6	71,8
5 ^e	58,5	86,8	84,9	24,2	51,8

On peut enfin pour une catégorie de substances données étudier leur répartition et le devenir des différentes fractions. Ainsi pour les produits azotés la répartition de l'azote total larvaire au moment de la métamorphose peut être estimée comme suit (8) :

Soie	Nymphe	Excreta	Exuvie
62,8	32,6	3,4	1,2
53,0	42,9	3,0	1,1

Un peu plus tard, à la naissance du papillon, cette répartition s'est modifiée :

Soie	Gonades	Carcasse	Méconium	Exuvies
67,3	—	15,6	14,0	2,1
56,3	19,9	13,5	7,4	2,9

Nous verrons plus loin, en donnant quelques indications sur le métabolisme, comment les bilans que nous venons d'évoquer peuvent s'expliquer par l'étude des phénomènes intermédiaires.

5. Le jeûne.

Les études sur les effets du jeûne chez le Ver à soie ont d'abord été accidentelles, en relation avec la pratique des élevages. Des recherches systématiques ont ensuite porté sur la mortalité (12), puis sur la fécondité des papillons (13). Certains effets sur la croissance et la durée de développement (109) ont amené plusieurs auteurs à se servir du jeûne comme méthode d'analyse des phénomènes de développement. C'est ainsi que se sont dégagées les notions de périodes d'alimentation obligatoire et facultative dont nous avons parlé à propos des mues.

Des recherches plus détaillées ont maintenant pour but de préciser les relations entre le jeûne et l'utilisation des réserves selon les conditions du milieu (température, humidité...) (168).

Un autre chapitre s'ouvre par suite avec l'étude des effets du jeûne sur le métabolisme, sur l'activité des enzymes (69), sur les diverses fonctions, y compris celles de la reproduction (14), et même sur le développement de la génération suivante.

6. Les supplémentations.

Le problème inverse se pose avec les essais de suralimentation.

De nombreuses expériences ont eu pour but de préciser les effets d'une supplémentation des feuilles de Mûrier avec des glucides (10, 48, 67, 94) ou des

protides (88, 132, 133, 162). Des essais systématiques (19) n'ont pas abouti jusqu'à présent à des résultats spectaculaires.

Mais l'effet positif de certains antibiotiques (auréomycine, chloromycétine) est à souligner (133, 162) et s'expliquerait par l'activité accrue d'une transaminase (16, 167).

Enfin dans certaines expériences, la supplémentation est appliquée à des feuilles de Mûrier préalablement endommagées, ce qui constitue une méthode d'étude de principes indispensables à la nutrition du Ver à soie. C'est ainsi qu'a pu être mise en évidence l'importance du magnésium dans la croissance de la chenille (56).

II. — L'excrétion

Le critère essentiel d'un organe excréteur est qu'il retire du milieu intérieur les substances toxiques qui s'y trouvent. Ces substances correspondent généralement à des déchets du métabolisme, mais peuvent provenir directement des aliments ingérés, si la barrière intestinale n'a pas été suffisante.

Les produits retirés du milieu intérieur peuvent être rejetés à l'extérieur ou stockés.

Chez le Ver à soie, comme chez tous les Insectes, l'excrétion est essentiellement liée au fonctionnement du tube digestif et de ses annexes.

C'est aux résidus de la digestion que se mêlent les substances provenant des tubes de Malpighi. Et c'est précisément chez le Ver à soie que MALPIGHI découvrit ces organes qui jouent le rôle normal de reins d'élimination ou reins ouverts.

Mais d'autres organes peuvent être considérés comme participant, de façon particulière, à l'excrétion, en accumulant les substances de déchets : ils sont alors qualifiés de reins fermés et l'on parle d'athrocytose.

I. — La fonction excrétrice des tubes de Malpighi.

Le Ver à soie n'urine point et l'excrétion s'effectue sous forme solide. Les tubes de Malpighi assurent principalement la régulation de la teneur en eau, en sels minéraux, et en produits azotés (196).

L'acide urique et les urates représentent plus de 80 p. 100 de la fraction azotée dans les excréta (21). On note cependant une petite quantité d'acides aminés dont l'acide glutamique, la sérine, le glycocole, l'alanine, la leucine, la valine et l'histidine (47) et enfin de l'oxalate de calcium. L'excrétion d'ammoniaque (02, p. 100 de NH_3 dans les excréta frais) est cyclique avec un maximum au milieu de chaque âge. On trouve aussi un composé voisin du sitostérol et une petite quantité de cholestérol, résidus de la digestion des stérols alimentaires (15).

Les tubes de Malpighi exercent une fonction excrétrice comparable à celle du rein des Vertébrés et assurent ainsi l'une des régulations du milieu intérieur. Mais rappelons que l'extrémité distale des tubes de Malpighi pénètre dans la paroi de l'intestin postérieur, ce qui constitue un phénomène particulier appelé cryptonéphridisme. A ce niveau les fonctions des tubes de Malpighi sont évidemment très différentes de celles des autres parties. Il est très probable que les tubes prélèvent sur le contenu de l'intestin postérieur l'eau nécessaire au fonctionnement du reste de l'organe. Cette action a pour conséquence le dessèchement des excréta, qui sont rejetés solides et permet à la chenille de

consommer un aliment moins riche en eau qu'elle-même. Il s'établit de plus une circulation d'eau entre l'intestin postérieur, les tubes de Malpighi et l'hémolymph. En outre, dans leur partie libre, les tubes de Malpighi sont animés de mouvements péristaltiques (148).

Il y a lieu de souligner la richesse des tubes de Malpighi en riboflavine, qui s'accroît du début du 5^e âge jusqu'au filage (1,8 γ par mg). L'administration *per os* ou par injection de riboflavine provoque son accumulation dans les tubes de Malpighi (76, 77) ; une ligature derrière la tête fait croître leur teneur en pigment, ce qui laisse supposer une intervention de l'hormone de la glande prothoracique dans le mécanisme. Dans les races où la teneur des tubes de Malpighi en riboflavine est faible, la quantité de pigment rejetée avec les excreta est beaucoup plus grande. Il est probable que l'existence de riboflavine, de même que l'activité et la répartition de plusieurs phosphatases (78) sont à mettre en relation avec le mécanisme de l'excrétion dans les tubes de Malpighi.

Par analogie, signalons la présence de flavines dans le tégument, mais sous la forme de flavine-mononucléotide et non de riboflavine (65). La teneur de ce composé, qui représente dans le tégument environ 10 p. 100 de la quantité totale contenue dans la larve, varie selon l'âge et selon les races.

Parmi les moments particuliers de l'excrétion, notons celui qui, à maturité du Ver, précède le début du filage. La chenille vide son tube digestif rapidement si bien que l'excrétion correspondante est liquide et abondante (1/4 à 1/3 cc.). Il faut souligner qu'elle ne comprend pratiquement pas de matières organiques, mais qu'elle contient en abondance potasse, phosphore et carbonate (principalement sous la forme de phosphate dipotassique et de bicarbonate de potassium) (21, 183).

Rappelons enfin que la chrysalide ne rejette rien à l'extérieur et que le méconium est la seule forme d'excrétion du papillon, ce liquide ayant été accumulé principalement pendant la vie nymphale. Le méconium est remarquablement riche en azote, puisqu'il contient de 17 p. 100 (pour la femelle) à 45 p. 100 (pour le mâle) de l'azote total nymphal (8).

2. — La fonction excrétrice d'autres organes.

La muqueuse intestinale de la chenille est capable de fixer certaines substances et d'en transformer d'autres au passage ce qui modifie d'ailleurs la forme d'excrétion ultérieure (63).

Mais ce sont les œnocytes et les cellules péricardiales qui présentent le plus nettement cette fonction athrocytaire : si l'on injecte certains colorants dans la cavité générale du Ver à soie, on retrouve ceux-ci concentrés dans les œnocytes et les cellules péricardiales. Ces cellules ne phagocytent probablement que des particules très petites. De plus les cellules péricardiales semblent jouer un rôle effectif d'épuration en absorbant et neutralisant des substances toxiques alcalines du sang. Mais il y a lieu de souligner que la seule absorption de colorants injectés expérimentalement ne suffit pas à prouver la fonction excrétrice de ces catégories cellulaires. Elles jouent certainement d'autres rôles : les cellules péricardiales dans le métabolisme protidique, les œnocytes comme glandes à sécrétion interne.

Par ailleurs, la désamination du milieu intérieur est assurée en très grande partie par les glandes séricigènes, qu'on peut considérer à ce point de vue comme

jouant un rôle excréteur. Elles éliminent d'ailleurs, au moins dans certaines races, divers pigments d'origine alimentaire qui donnent leur couleur à la soie du cocon.

Le tégument lui-même participe à l'excrétion azotée : d'une part la cuticule est riche en azote ; d'autre part, les cellules hypodermiques elles-mêmes contiennent généralement beaucoup d'urates qui donnent précisément à la peau de la chenille sa couleur blanchâtre. La diminution de la quantité de ces urates selon l'alimentation de la larve, ou leur disparition presque complète dans certaines races (24), montrent bien que l'hypoderme n'est pas indifférent au déroulement du métabolisme azoté.

On peut donc trouver de l'acide urique dans de nombreux organes du Ver à soie (23); on en trouve sous forme de cristaux jusque dans les noyaux des cellules (194). Certains facteurs modifient la répartition normale ; une température assez basse (18°C) appliquée aux premiers âges fait baisser la teneur en acide urique du tégument au dernier âge larvaire ; un choc de température (38°C, 80 p. 100 d'humidité relative, 12 à 24 h.) accroît cette teneur dans le sang mais pas dans le tégument (186).

Enfin, rappelons que certains auteurs accordent à la mue un rôle excréteur (64) et régénérateur au cours du développement larvaire.

III. — La circulation

1. — L'aspect mécanique.

La masse de sang représente plus de 20 p. 100 du poids de la chenille probablement 30 p. 100 (150), et l'on peut en extraire 0,3 cc au début du dernier âge. Le volume sanguin diminue à la fin de la vie nymphale et à l'éclosion du papillon.

Nous savons que l'hémolymph est brassé par les pulsations du vaisseau dorsal. Celles-ci se produisent d'arrière vers l'avant pendant la vie larvaire ; durant le stade nymphal, elles sont d'abord rares et irrégulières et se manifestent tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre ; à la fin, elles deviennent régulières et dirigées vers l'arrière (61, 62, 195).

Le nombre des pulsations élevées chez la jeune larve (de l'ordre de 80 à la minute) diminue progressivement jusqu'à la maturité (40 à la minute). Il chute de façon brusque et momentanée à chaque mue ; il présente également un minimum dans les premiers jours de la vie nymphale (une dizaine à la minute) pour remonter ensuite et atteindre à nouveau les 40 pulsations à l'éclosion du papillon. Par la suite le rythme cardiaque se maintient aux environs de 20 pulsations (123, 147, 180).

Le ralentissement progressif du rythme cardiaque est sans doute lié à l'augmentation de la résistance que rencontre la masse sanguine, à l'accroissement de cette masse circulante et à la pression d'organes devenus énormes comme les glandes séricigènes et le tube digestif. Les chutes brutales du rythme du vaisseau dorsal seraient plutôt en relation avec les remaniements tissulaires, que ce soit au moment des mues ou au début du stade nymphal.

De plus, le nombre de battements est extrêmement sensible à l'activité du Ver. Il peut augmenter de 50 p. 100 lorsque celui-ci mange ou se déplace. Il varie aussi avec les facteurs du milieu extérieur, en particulier la température : un Ver mûr placé à 12° C. donne moins de 10 pulsations à la minute.

Le phénomène le plus intéressant, le changement de direction des battements du vaisseau dorsal, a été analysé expérimentalement (195). Il est sensible à la fourniture d'oxygène : si deux paires de stigmates sont obturées dans la *partie postérieure* de la larve, le battement est renversé. Par ailleurs, si l'on réchauffe la partie antérieure d'une larve et qu'on refroidisse en même temps sa partie postérieure, le battement est également renversé. Dans les conditions naturelles, le facteur qui se modifie au moment de la nymphose, c'est la répartition des trachées ; alors que chez la larve la densité de celles-ci et l'intensité des phénomènes respiratoires sont plus élevées dans la partie postérieure que dans la partie antérieure, c'est l'inverse chez la chrysalide. On peut donc mettre en relation le renversement de direction des battements cardiaques, avec le *déplacement vers l'avant* du maximum d'intensité respiratoire.

Il est extrêmement intéressant de noter d'une façon générale la liaison qui existe entre la circulation et la respiration : la fréquence des battements cardiaques ne peut s'élever que si la consommation d'oxygène peut elle-même augmenter.

2. — Le rôle du sang.

Dans l'état actuel de nos connaissances, le sang ne paraît cependant jouer qu'un rôle secondaire dans les processus respiratoires initiaux, puisque le système trachéen permet à l'oxygène d'atteindre directement les tissus. Tout au plus l'hémolymph facilite-t-elle l'évacuation du gaz carbonique par dissolution. Sa teneur en gaz carbonique est de l'ordre de 10 cc pour 100, alors que celle en oxygène n'est que de 0,5 à 0,7 p. 100.

Par contre, le sang est un véritable milieu intérieur, il est le milieu nutritif commun où puisent tous les tissus. Au cours de la vie larvaire, son pH, sa viscosité, sa composition chimique (teneur en éléments minéraux, en sucres, en acides aminés, en hormones, etc...) varient constamment au fur et à mesure du développement. La pression sanguine elle-même joue un rôle important au moment de chaque exuviation.

Le sang dont la pression osmotique se modifie selon le stade larvaire ($\Delta F = 0,48$ à $0,75$), a un poids spécifique de $1,032$ à $1,038$. Ce poids spécifique, qui est plus élevé et plus variable chez la femelle que chez le mâle (152) (c'est l'inverse chez le papillon), se modifie au cours du développement (153). Mais surtout il s'abaisse en cas de jeûne (154), la valeur normale étant cependant rétablie chez les adultes issus des jeûneurs ; il varie à chaque prise de nourriture (155) et diminue nettement si la feuille de Mûrier ingérée a été aspergée d'eau (156) ; dans ce cas la modification n'est effacée qu'au bout de quatre jours, ce qui démontre que la régulation de la teneur en eau du sang n'est pas très active chez le Ver à soie.

L'indice réfractométrique du sang, qui varie peu selon les endroits du corps (104) est nettement plus élevé chez les femelles que chez les mâles à partir du 5^e âge (102) ; il se modifie peu avec la température (103). On sait par ailleurs qu'il existe une corrélation étroite entre l'indice de réfraction du sang et sa teneur en azote total ou en protéines totales (173).

Les éléments minéraux sont largement représentés : Na, K, Ca, Mg, Cl, P ; la teneur en zinc triple au début de la nymphose et joue probablement un rôle dans les organes reproducteurs ; la diminution en calcium est en relation avec la sécrétion de la soie qui l'exporte ; l'augmentation en phosphore inorganique marque la fin du stade nymphal ; le rapport sodium/potassium est faible dans le sang de la larve (0,35), (176) comme c'est le cas chez toutes les larves phyto-

phages (18), et le sodium est pratiquement absent dans la chrysalide. La teneur en cuivre varie en fait au cours du dernier âge larvaire de la même façon que l'activité de la tyrosinase (86) et on peut penser que le cuivre du sang correspond à celui de cet enzyme, car la présence d'hémocyanine est fort douteuse.

Le sang de la larve qui contient 0,18 à 0,25¹ p. 100 de glucose (68), 3 à 6 p. 100 de tréhalose (38), et 10 à 45 pour 100 de protides est caractérisé par un taux très élevé en acides aminés (1,45 à 2,30 p. 100 d'azote aminé), en particulier en histidine et lysine, ce qui l'oppose au sang des vertébrés (50). L'isolement des divers acides aminés libres ou combinés (36, 37) et la séparation des protéines (73, 159) se poursuit. L'augmentation du taux de protides est cyclique, en relation avec les âges successifs (41, 149). Le rapport albumines/globulines se modifie au cours du développement (2) ; la présence de certaines globulines est liée au sexe (3).

Le sang est riche en pigments (carotènes, xanthophylles, flavines) et en diastases (protéase, amylase, saccharase, maltase, lipase, tyrosinase, catalase, phosphatase, enzyme malique,) dont la présence met l'accent sur le rôle du sang dans la nutrition.

On a également détecté des métabolites intermédiaires comme l'acide pyruvique et des dérivés cétoniques (184), ou des produits de dégradation comme l'urée et l'acide allantoïnique (119, 122).

Par ailleurs, le sang contient en suspension des cellules circulantes de types divers dont les fonctions s'ajoutent à celles de l'hémolymph proprement dit (59, 144). Certains hémocytes sont essentiellement des phagocytes et concourent à la défense de l'organisme ; d'autres participent directement à la nutrition, les uns en se chargeant de substances utiles assurent la mise en réserves ou le transport ; les autres en stockant certains déchets effectuent une épuration d'un type particulier, l'athrocytose.

La proportion des divers types de cellules sanguines varie au cours du développement (53, 75, 129) : diminution progressive des proleucocytes, augmentation considérable des phagocytes, à la nymphose. Le fonctionnement d'une même catégorie de cellules sanguines, comme celui des cellules péricardiales, se modifie lui-même en relation avec les mues.

La densité totale des hémocytes au 4^e âge est de 2 à 3 000 par mm³ de sang ; elle peut s'élever jusqu'à 5 000 au 5^e âge, mais redescend aux environs de 1 000 au stade nymphal et tombe à quelques centaines au stade adulte (128). Mais si l'on examine l'évolution de cette densité dans les gouttes successives provenant d'une même blessure, on note que la deuxième goutte ne contient plus que 60 à 65 p. 100 des hémocytes de la première, la 3^e 30 à 50 p. 100, la 4^e 0 à 50 p. 100 (127). En effet, le sang joue un rôle de premier plan en cas de blessure. Il n'y a pas coagulation comme chez les mammifères ; et l'hémolymph jaillit d'autant plus facilement que la chenille est, comme nous l'avons vu, sous pression ; il y a seulement mélanisation du sang au contact de l'air ; on observe d'ailleurs, une variation de l'activité de la tyrosinase du sang après blessure (138). Mais l'accumulation d'hémocytes qui colmatent la brèche permet à l'animal d'attendre la mue suivante qui peut seule rétablir la continuité du tégument (81).

Enfin, une récente et systématique étude (190) de la composition chimique du sang du Ver à Soie a permis la mise au point d'un milieu pour culture de tissus (191), avec lequel des cellules d'ovaire de larve mûre ont été maintenues en activité pendant trois semaines.

IV. — La respiration

1. — L'intensité du phénomène.

Un ver à soie au 5^e âge consomme une quantité d'oxygène qui est de l'ordre de 1 à 2 mg par heure, soit environ 0,3 mm³ par heure et par mg de matière vivante. A la naissance ce taux était beaucoup plus élevé et approchait de 3 mm³ par heure et par mg. En fait, les variations sont grandes suivant l'âge et sont en relation directe avec la croissance du ver (141).

Le taux de consommation d'oxygène à l'heure se révèle proportionnel à la puissance 2/3 du poids du corps, ce qui équivaut à être fonction de la surface du corps. Mais on note des minima aux mues et des maxima au milieu de chaque âge au moment de la plus grande activité alimentaire. On remarque aussi un minimum au cours de la vie nymphale au moment où l'histogénèse va l'emporter sur l'histolyse, période que l'on peut comparer physiologiquement à celle de la diapause (82). L'activité ne dépasse guère ensuite, même au stade adulte, le niveau atteint au cours du 4^e âge larvaire. Le papillon mâle, cependant, consomme deux fois plus que la femelle (189).

Environ 20 p. 100 de l'oxygène ainsi absorbé n'est pas rejeté sous forme de gaz carbonique. La quantité de gaz carbonique excrété est d'ailleurs plus importante pour la moitié postérieure du corps que pour la moitié antérieure ; on peut rapprocher de ce phénomène le fait que le réseau trachéen est plus dense à l'arrière qu'à l'avant (142) et que d'autre part les stigmates postérieurs ont surtout un rôle expirateur. De toute façon l'activité respiratoire varie pratiquement au niveau de chaque stigmate (maximum aux 3^e et 5^e stigmates).

Enfin le ver exhale également de la vapeur d'eau, de l'ordre de 60 mg par heure au dernier âge, tandis que la chrysalide ne rejette plus que de 1 à 1/10 mg d'eau par gramme et par heure selon les moments de la vie nymphale (143).

Le quotient respiratoire est maximum à la naissance et baisse ensuite progressivement jusqu'au dernier âge larvaire (0,75) ; il présente des minima aux mues (0,7 environ) ainsi qu'au moment du filage du cocon (0,6) ; il ne remonte de façon sensible qu'à la fin de la phase nymphale (0,75) pour se stabiliser pendant la vie du papillon (0,7) (72).

Ces variations indiquent que des matières grasses sont sans doute consommées pendant la mue et des glucides à chaque période d'alimentation maximum au moins pendant les trois premiers âges. Au moment du filage la valeur basse du quotient respiratoire marque la conversion possible des lipides en glucides et peut-être en protides.

2. — Les mécanismes.

— Au niveau du tégument.

Les échanges gazeux à travers le tégument ne semblent pas importants, sauf probablement pour la diffusion du gaz carbonique et de la vapeur d'eau. Au stade œuf, en tout cas, ils sont particulièrement actifs au niveau du micropyle, sans doute grâce aux canalicules qui en partent. La diffusion est ensuite facile à travers le vitellus qui est dix fois plus perméable à l'oxygène que l'eau.

Mais aux autres stades, c'est le système trachéolaire qui assure de façon

quasi totale la fonction respiratoire, surtout en ce qui concerne la fourniture d'oxygène (80).

— Au niveau du système trachéolaire.

Les stigmates ne laissent évidemment pas passer l'air passivement. A l'entrée une grille à mailles rectangulaires filtre cet air ; de plus un système interne assure l'ouverture et la fermeture selon les phases de la respiration (131, 142). Il faut noter d'une part une certaine spécialisation des stigmates (inspirateurs à l'avant, expirateurs à l'arrière) ; d'autre part, une courte phase de compression interne au moment de l'expiration.

Si le papillon respire grâce aux mouvements de compression et de relâchement de l'abdomen, la chenille paraît respirer surtout grâce à la diffusion des gaz dans les trachées. La vitesse de diffusion de l'oxygène y est, à 25° C, de l'ordre de 1 mm par sec (141).

Mais l'étude détaillée de la respiration au stade chrysalide conduit à penser qu'une simple diffusion ne permet pas d'expliquer les phénomènes et en particulier les taux variables de l'échange O_2 - CO_2 (25, 83). Il est probable (116) que cet échange s'effectue sous forme de cycles, qu'on peut décomposer en trois périodes ; la première, pendant laquelle la tension d' O_2 augmente et celle du CO_2 diminue, pourrait être appelée période d'inspiration ; la deuxième présente des caractéristiques inverses, mais l'élévation de la tension du CO_2 se produit lentement, et se poursuit au cours d'une troisième période pendant laquelle la tension d' O_2 reste constante.

L'extrémité des trachées devenue très petite entre en relation directe avec les tissus. A ce niveau les trachéoles (0,4 μ de diamètre) ne laissent plus passer l'air gazeux ; elles sont remplies d'un liquide que l'on connaît mal et qui sert sans doute de transporteur. Tout le long des trachées, les cellules trachéennes sont le siège d'échanges respiratoires importants que la perméabilité ne peut seule expliquer ; ces cellules participent activement au phénomène et se distinguent des cellules d'autres tissus par leur pouvoir oxydant.

L'intensité des échanges respiratoires varie avec la température (124), la composition de l'air (10, 139, 140), ainsi que l'ingestion de certains produits, comme les iodures (96). La tension d'oxygène affecte peu la respiration des larves et des chrysalides : avec 1 p. 100 de O_2 , elle est encore la moitié de celle des témoins. L'oxyde de carbone (CO) de son côté n'inhibe la respiration larvaire ou nymphale qu'à très fortes concentrations (> 90 p. 100) ; d'autre part l'inhibition par l'oxyde de carbone est photoréversible. On peut en conclure que la cytochrome oxydase fonctionne dans la respiration du Ver à soie comme oxydase terminale (139, 140).

L'activité d'une phénoloxylase, marquée au moment des mues et à la nymphose, et celle d'une succinoxydase, qui s'élève à la fin de la vie larvaire, ont été suivies au cours du développement (189).

Plusieurs auteurs ont découvert en même temps (110, 135) qu'à côté de ferments ordinaires à métaux lourds (fer, cuivre) il existait, aussi bien dans la chrysalide que dans l'œuf, un système respiratoire peu sensible au cyanure (sauf au stade du retournement de l'embryon). On peut probablement lui rattacher une L-aminoacidoxydase (136) dont l'activité varie au cours du développement embryonnaire (en relation avec la consommation du vitellus), ainsi que selon les races de Ver à soie (137). Cet enzyme a d'ailleurs été retrouvé chez d'autres insectes (60).

V. — Le métabolisme

Si le Ver à soie a donné lieu très tôt à des études biochimiques, celles-ci étaient assez grossières et portaient sur les Vers, les chrysalides ou les papillons sans autres indications d'âge. Les résultats étaient inexacts et impossibles à interpréter dans la mesure où ils n'étaient que le reflet d'un moment dans la vie de l'insecte. Les meilleures données acquises ensuite le furent à propos des transformations accompagnant la métamorphose, cette dernière suggérant l'existence probable de grands changements dans le métabolisme. Ce n'est que très récemment que la vie larvaire, à la suite d'études histologiques plus fines, a attiré l'attention des biochimistes ; sans aucun doute les différences doivent être considérables entre un petit Ver nouveau-né et une grosse chenille de plusieurs grammes, dont les exigences, en fonction même du développement, ont été complètement modifiées.

I. — Energétique.

On peut d'ailleurs avoir une idée de ces variations par l'examen des quantités de calories auxquelles correspond 1 gr de matière vivante des stades successifs :

- 2163 calories par gramme pour l'œuf,
- 1632 calories par gramme pour les larves nouveau-nées,
- 1150 calories par gramme pour les larves mûres,
- 1937 calories par gramme pour le papillon mâle,
- 1291 calories par gramme pour le papillon femelle.

Cette évolution nous indique que le métabolisme des glucides, des protides et des lipides est certainement fort différent selon les stades.

2. — Métabolisme global.

Nous avons déjà vu qu'en ce qui concerne l'eau, les quantités ingérées et éliminées varient, mais les quantités retenues correspondent à une teneur en eau constante du Ver. Le métabolisme de l'eau et des matières sèches sont complémentaires et toujours très intenses. (28).

Les quantités de glucides assimilés sont toujours très importantes. Les glucides sont donc très employés par la larve comme aliment énergétique. Les glucides métabolisés représentent à peu près tous les glucides assimilés. Le Ver utilise donc pour cette catégorie de substance la presque totalité de ce qu'il assimile. Il n'en retient que peu et les emploie d'ailleurs à la synthèse d'autres produits (29).

En ce qui concerne les lipides, le fait le plus marquant est qu'à partir du 4^e âge, les quantités assimilées deviennent négatives, c'est-à-dire qu'il y a synthèse. Cette synthèse qui se réalise probablement à partir des glucides devient particulièrement active au dernier âge larvaire. Il y a accumulation de lipides, qui sont chez les Insectes la forme essentielle de réserves. Si en effet, les glucides sont l'aliment énergétique de la larve, c'est-à-dire du stade actif, les lipides sont celui des autres stades, de la chrysalide, du papillon et de l'œuf. D'ailleurs la teneur en lipides du petit Ver à l'éclosion est presque aussi forte que celle de la chrysalide, ce qui montre bien la continuité et l'importance du rôle des lipides pour tous les stades qui ne s'alimentent pas.

La teneur en protides est maximum dans l'œuf, elle chute de façon considérable au moment de l'éclosion, puis remonte un peu au cours des trois premiers âges ; nouvelle diminution aux environs de la troisième mue, puis augmentation progressive jusqu'au stade nymphal. Notons que la crise de la troisième mue marque le début d'une synthèse protéique. Le métabolisme azoté est particulièrement intense au dernier âge larvaire avec stockage de la plus grande partie des protéines digérées (30).

Dans le détail, il se produit une multitude de transformations que nous connaissons fort mal, mais qui aboutissent à une répartition extrêmement inégale des produits azotés dans la larve. Les glandes séricigènes accumulent environ 50 p. 100 de l'azote total, le sang 14 p. 100, le tube digestif 6 p. 100 et le reste de l'animal 30 p. 100. Au moment du filage du cocon, la chenille exportera 60 p. 100 de l'azote larvaire, pris surtout aux dépens des glandes séricigènes, mais aussi d'autres tissus (dont le sang). La répartition des produits azotés change complètement au stade nymphal et chez les femelles par exemple, ce sont les ovaires qui accaparent la moitié de l'azote de l'insecte (8).

De ce point de vue, chaque tissu évolue certainement de façon considérable au cours du développement : ainsi la teneur en azote du sang varie pendant la vie larvaire de façon cyclique, avec des maxima aux mues, alors qu'à ces mêmes moments la teneur en acide urique devient minimum, ce qui implique toute une série de transferts entre le sang et les divers organes.

3. — Éléments-minéraux - Oligoéléments.

Comme chez la plupart des phytophages, le potassium est chez le Ver à soie beaucoup plus abondant que le sodium. Dans l'hémolymphe le rapport Na/K ne vaut que 0,35 ; et dans la pupa le sodium est pratiquement absent. Le peu de sodium existant dans le corps de la chenille provient sans doute d'un simple équilibre de diffusion avec celui de l'alimentation. Le mécanisme d'épuration en sodium avant la métamorphose n'est pas connu. Par ailleurs de récentes expériences d'injections salines laissent supposer que le potassium joue un rôle dans le déterminisme de la diapause (cf. ce chapitre).

Nous avons vu déjà également l'importance du rôle joué par le magnésium.

Une étude limitée à six éléments (Na, K, Ca, Mg, P, Si) donne leur répartition dans les divers tissus de la chenille ; on note la teneur maximum en Ca et Na dans les tubes de Malpighi, en K dans la peau, les muscles et les glandes séricigènes, en Mg dans le sang, en P dans le tissu adipeux et les organes génitaux, en Si dans la peau et les muscles (49).

D'autres recherches étendues à 18 éléments (31, 34) semblent indiquer que trois d'entre eux jouent un rôle important comme oligoéléments : l'argent, le cuivre et le titane. L'évolution de la teneur en cuivre et en zinc (4, 6) semble bien prouver l'importance de ces deux éléments :

Teneur en %	Œufs	Chrysalides	Feuilles de mûrier
Cuivre	20,06	15,07	8,26
Zinc	74,99	157,50	26,02
Manganèse	1,81	17,48	69,58
Fer	25,14	26,36	123,52

Le rôle du fer et du manganèse semble moindre (5, 7), celui du cobalt (9) faible : légère augmentation des protéines, diminution des lipides et des cendres.

4. — Vitamines.

La vitamine A, beaucoup plus abondante (45) chez les races à sang jaune (12 à 14 U. I. par mg) que chez les races à sang blanc (1 U. I. par mg), n'a probablement pas un rôle aussi important chez le Ver à soie que chez les Vertébrés. L'insecte la trouve dans son alimentation (1,7 mg de β . carotène par kg de feuilles de mûrier fraîches) sous forme de β — carotène qu'il décompose dans son tube digestif. La provitamine A est transformée en vitamine A dans le sang (197).

La teneur en vitamine C du Ver à soie varie beaucoup au cours du développement (œuf : 0.12 mg par gr, jeune larve : 0.3 à 0.4 ; larve mûre : 0.7) avec des minima aux mues (54). La glande séricigène en est extrêmement riche (0,7 mg par gr) (55). Mais le fait le plus intéressant est l'aptitude de la chrysalide à synthétiser la vitamine C par déshydrogénation du mannose ; cette transformation a d'ailleurs pu être obtenue *in vitro* (58).

Dans le courant de la vie larvaire, les feuilles de mûrier qui sont très riches en vitamine C (de l'ordre de 1,3 à 1,8 mg par g) (26) fournissent au Ver les quantités dont il a besoin. Le rôle de la vitamine C a d'ailleurs été démontré (57) par ombrage ou chauffage des feuilles avant distribution aux chenilles.

La vitamine B₂ n'est pas indifférente à la larve ; si on lui en donne, la teneur en protéines augmente tandis que celle en graisses diminue ou tout au plus reste la même (99). D'ailleurs les feuilles de Mûrier contiennent une quantité appréciable de vitamine B₂ (100).

Enfin il y a lieu de noter que la plus grande part de la vitamine B₂ contenue dans un œuf lui est transmis par la mère (39, 40). Le transfert de cette vitamine du sang aux ovaires a motivé d'intéressantes recherches au cours desquelles on a montré en particulier que la teneur des œufs en vitamine augmentait chez les animaux ovariectomisés d'un seul côté.

La teneur en vitamine B₁₂ maximum dans la larve, minimum dans les œufs est particulièrement élevée dans les tubes de Malpighi, (172). Une supplémentation en vitamine B₁₂ fait accroître la teneur de la larve en protides, mais n'améliore pas la production de soie (18). Cette vitamine pourrait être synthétisée par la chenille (151).

L'acide nicotinique provient pour la plus grande part de l'alimentation et l'aptitude du Ver à le synthétiser à partir de certains précurseurs reste discutée (90, 91, 97, 98). Cependant les variations dans la teneur en niacinamide au cours du stade nymphal (de 24 à 45 γ par g) laissent supposer que la synthèse est possible (92, 93).

5. — Hormones — Enzymes.

S'il n'est pas encore possible à l'heure actuelle de discuter la structure des hormones rencontrées chez le Ver à soie, il y a lieu de rappeler que de nombreuses diastases ont été identifiées et que leur activité a souvent été bien étudiée. Rappelons seulement que parmi les hydrolases nous connaissons des lipases et estérases, plusieurs phosphatases, phosphorylase, phosphoglucomutase, phosphohexoisomérase, plusieurs amylases, saccharase, maltase, plusieurs protéases et protéinases ; parmi les desmolases, nous avons rencontré des phénoloxydase, succinoxydase, cytochrome oxydase, xanthineoxydase, xanthine-deshydrogénase, des catalase, tyrosinase, l-amino-acidoxydase, enfin plusieurs transaminases.

6. — Métabolisme intermédiaire.

On sait encore peu de choses chez le Ver à soie sur le métabolisme intermédiaire c'est-à-dire sur les étapes et le lieu des transformations des substances qu'on rencontre dans l'animal. Cependant il n'est pas inutile de faire le point de nos connaissances dans ce domaine.

a) *Métabolisme des glucides.*

L'absorption intestinale est marquée pour le fructose, le glucose, le mannose et le galactose, ainsi que pour le sucrose et le maltose. La digestion des pentosanes est nulle ; celle du glycogène variable selon l'activité de l'amylase intestinale (89).

La formation de glycogène s'effectue dans de nombreux tissus : peau, muscles, sang, corps adipeux, muqueuse intestinale ; mais c'est surtout dans les trois derniers que le phénomène est important (67, 71).

L'administration de glucose en quantité appropriée (10 à 80 mg par larve) provoque un accroissement de la teneur en sucres réducteurs dans l'intestin et le sang (une demi-heure après). Un peu plus tard la teneur en glycogène s'élève dans les cellules intestinales, puis 3 h. après dans les autres tissus. La muqueuse intestinale est apte à fabriquer rapidement du glycogène : c'est là qu'il apparaît en premier lieu après la naissance du petit Ver, ou après un repas suivant une période de jeûne (70, 193).

Mais le tissu adipeux reste l'organe principal pour le métabolisme du glycogène, aussi bien en ce qui concerne sa synthèse et son stockage que son utilisation ultérieure. Aussi a-t-on pu le comparer au foie des Vertébrés. Son équipement diastasique (phosphorylase, phosphoglucomutase, succinoxidase, xanthine oxydase, xanthine deshydrogénase) lui permet de réaliser toutes les transformations nécessaires (163).

La teneur en glycogène du corps adipeux qui est maximum la veille du filage du cocon tombe brusquement au $1/5^0$ de sa valeur au cours de la nymphose (164). Mais si on ligature des chrysalides jeunes au niveau du méthorax, 3 h. après la nymphose (84), ou si on pratique l'ablation du cerveau (105), on observe que la teneur en glycogène ne s'abaisse pas et se maintient à un niveau au moins égal à celui de la fin de la vie larvaire. Ainsi donc la dégradation du glycogène est sous la dépendance de l'hormone de la glande prothoracique ; il est probable que les enzymes glycolytiques, présents au moment de l'histolyse, sont activés par cette hormone.

Le passage des glucides aux lipides est très probable, puisque la teneur en lipides de l'alimentation est très faible et que celles de la chenille en fin de développement, de la chrysalide et du papillon sont fortes. Mais on a peu de renseignements directs sur les voies suivies dans ces transformations.

Le passage des glucides aux protides est possible et prouvé dans un petit nombre de cas, comme nous le verrons à propos de la sécrétion de la soie.

On trouve une preuve globale de l'utilisation des glucides pour la synthèse de lipides et de protides dans la grande quantité d'hydrates de carbone métabolisés aux 4^e et 5^e âges larvaires.

b) *Métabolisme des lipides.*

C'est le plus mal connu. Pourtant son importance est indiscutable chez un insecte dont la phase d'alimentation est très courte par rapport à l'ensemble du cycle de développement et pour qui, par conséquent, les matières

de réserves jouent un rôle de premier plan. Parmi elles, les matières grasses constituent la plus grande part ; leur nature varie avec l'âge de l'insecte.

Les lipides d'origine alimentaire représentent toujours de faibles quantités. Par contre les lipides synthétisés à partir des glucides forment une masse importante au 4^e et surtout au 5^e âge larvaire, sont stockés et seront utilisés après la fin de la vie larvaire (29).

Pendant ce cinquième âge larvaire, les acides gras non saturés s'accroissent plus vite que les acides gras saturés ; après l'arrêt de l'alimentation, pendant la formation du cocon, environ 12 p. 100 des acides gras disparaissent ; leur dégradation s'accompagne d'une désaturation. Il semble y avoir de grandes quantités d'acide linoléique formées à partir de l'acide linoléique. Les acides gras non saturés semblent jouer un rôle important aussi bien dans l'anabolisme que le catabolisme des graisses (134).

Chez la chenille, l'aliment énergétique est exclusivement composé de glucides ; chez la chrysalide et le papillon c'est au contraire le rôle des lipides. Cette variation dans les sources d'énergie du Ver à soie constitue l'une des caractéristiques fondamentales de la métamorphose du point de vue biochimique.

c) *Métabolisme des protides.*

L'origine alimentaire des protides du Ver à soie n'est que partielle. Leur synthèse est probable pendant tout le développement, mais elle est particulièrement active au 4^e âge. A partir de ce moment commence une phase de métabolisme intense des protides. (32).

Les acides aminés.

Le tableau ci-dessous représente la variation des teneurs en acides aminés libres selon le stade de développement du Ver à soie (108, 160), comparées à celle des feuilles de Mûrier (47).

Acides aminés en mg. pour 100 g. de M. F.	Œufs embryonnés (blastocytose)	Sang de la chenille au V ^e âge		Feuilles de mûrier	
		3 ^e jour	7 ^e jour	jeunes	âgées
Proline.....	387,7	16,2	12,9	17,1	51,3
Acide aspartique.....	17,2	6,1	3,2	106,0	17,2
Thréonine.....	54,0	49,5	27,8	9,8	5,1
Sérine.....	106,5	110,4	48,5	11,3	6,6
Acide glutamique.....	149,6	103,4	85,0	127,6	56,7
Glycine.....	63,4	28,7	17,5	6,0	4,1
Alanine.....	73,4	27,9	15,3	27,6	29,1
Cystine.....	42,4	—	—	—	—
Valine.....	85,7	36,5	15,8	3,8	4,1
Méthionine.....	11,7	—	—	—	—
Isoleucine.....	32,1	13,0	8,1	2,2	4,0
Leucine.....	73,8	22,6	9,7	3,1	3,2
Tyrosine.....	44,7	20,0	5,6	1,8	2,1
Phénylalanine.....	56,7	8,2	7,2	2,6	2,7
Tryptophane.....	16,6	—	—	—	—
Histidine.....	9,0	204,0	276,1	0,0	0,0
Lysine.....	59,0	99,7	82,1	11,3	9,0
Arginine.....	289,2	49,1	21,2	0,8	0,0
Citrulline.....	76,1	0,0	0,0	—	—
Ornithine.....	0,0	69,9	12,6	—	—
β-alanine.....	30,3	0,0	4,9	—	—

Si le Ver à soie retient les substances azotées provenant de la feuille de Mûrier (107), il les transforme de façon importante et en synthétise de nouvelles. Ainsi la synthèse de la phénylalanine (33), de la tyrosine et du tryptophane (171) est probable. On notera d'autre part, par comparaison avec les Vertébrés, la richesse en acides aminés basiques (histidine, lysine) (50).

Le passage de l'acide α -cetoglutarique à l'acide glutamique et celui de l'acide aspartique à l'acide oxalacétique est assurée par transamination (16) ; et la réaction est activée par certains antibiotiques (167).

D'une façon générale la transamination est très active au niveau des glandes séricigènes, du tube digestif et du corps adipeux ; presque tous les acides aminés étudiés (par chromatographie quantitative sur papier) ont réagi positivement avec l'acide pyruvique, l'acide oxalacétique et l'acide α -cétoglutarique. Par contre aucune réaction de transamination n'a pu être mise en évidence dans le sang (106). Dans la partie postérieure des glandes séricigènes, la transformation de l'acide glyoxylique en glycine par une transaminase (optimum à pH 9,4) a été précisée récemment (52).

La phénylalanine peut se transformer, par oxydation, en tyrosine (51). Mais le catabolisme peut aller beaucoup plus loin et atteindre les mélanines.

Le tryptophane (74, 98) peut conduire à son classique produit de dégradation, l'acide cynurénique ; mais le terme intermédiaire, la cynurénine, peut aussi donner l'acide anthranilique (lui-même transformé en plusieurs substances) ou la 3-hydroxycynurénine. Cette dernière permet soit la formation de divers pigments bruns, soit celle de l'acide nicotinique par la voie de l'acide 3-hydroxyanthranilique.

L'alanine peut provenir soit de l'acide pyruvique (par amination) soit de l'acide aspartique (par décarboxylation). La glycine formée à partir du glucose permet de passer à l'acide glyoxylique et à la sérine.

La présence de taurine dans les œufs embryonnés laisse supposer que la cystine peut se dégrader en taurine au moins au stade embryonnaire.

Les protéïdes.

Les albumines, globulines, prolamines et glutélines d'origine alimentaire, sont assimilées pendant toute la vie larvaire, surtout les dernières qui sont utilisées activement.

La synthèse des albumines n'est importante qu'aux 4^e et 5^e âges, tandis que celle des globulines, bien que maximum à ce moment, s'effectue tout le long de la vie (32).

Les globulines trouvées dans le sang ne sont probablement pas synthétisées par celui-ci mais bien par le corps adipeux ; on a démontré *in vitro* la sécrétion de protéïnes par le corps adipeux, on a pu faire un contrôle grâce à l'emploi des acides aminés marqués au C¹⁴, et estimé à environ 12 mg par individu et par jour la quantité de globulines produites, c'est-à-dire à peu près l'accroissement noté *in vitro* (165).

Catabolisme azoté.

La présence de petites quantités d'urée, d'ammoniaque, et d'oxalate dans les excreta (21) à côté de grandes quantités d'acide urique et d'urates, la mise en évidence d'acide allantoïque dans le sang (120), la corrélation entre teneur en acide allantoïque et teneur en acide urique (l'une baisse quand l'autre s'élève) permettent seulement d'émettre des hypothèses (121).

En effet, plusieurs voies semblent possibles, soit à partir de l'ammoniaque provenant de la désamination des acides aminés :

$\text{NH}_3 \rightarrow \text{urée} \rightarrow \text{acide allantoinique} \rightarrow \text{acide urique}$,

soit à partir de l'allantoïne :

allantoïne \rightarrow acide allantoinique \rightarrow urée + acide glyoxylique

↓
acide oxalique.

Enfin il est certain que l'activité des glandes séricigènes, que nous précisons dans le prochain chapitre, constitue un des points importants du métabolisme azoté. Signalons seulement pour le moment, à propos de l'excrétion azotée, que les acides aminés qui ne prennent pas part à la sécrétion de la soie sont soit excrétés directement, soit, le plus souvent, convertis en acide urique (46).

RÉFÉRENCES DU CHAPITRE III

- (1) ACQUA (C.). — *Inform. Ser. Roma*, **2**, 22, 580-81, 1915.
- (2) AIZAWA (K.). — *J. S. S. J.*, **24**, 5-6, 393-97, 1955.
- (3) AIZAWA (K.) et MURAI (S.). — *The Phys. Chem. Biol.*, **4**, 1-2, 23-26, 1958.
- (4) AKUTSU (I.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **2**, 106-108, 1952.
- (5) AKUTSU (I.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **4**, 85-86, 1954.
- (6) AKUTSU (I.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **5**, 142-143, 1955.
- (7) AKUTSU (I.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **6**, 153-155, 1956.
- (8) ALLEGRET (P.). — Thèse, Paris, 1956.
- (9) ARNAUDO (M.). — *Atti Soc. Ital. Sci. Vet.*, **8**, 279-282, 1954 (publ. 1955).
- (10) AWAZU (K.). — *J. S. S. J.*, **23**, 4, 244-46, 1954.
- (11) BALAZS (A.). — *Ann. Biol. Univ. Hung.*, **2**, 17-35, 1952.
- (12) BALLI (A.). — *Boll. R. Staz. Sper. Gels. Bac. Ascoli Piceno*, **16**, **2**, 23-42 et **3**, 65-78, 1937.
- (13) BALLI (A.). — *Arch. Scienze Biol.*, **24**, **1**, 11-19, 1938.
- (14) BAUD (L.). — *Rev. Ver à soie*, **7**, 3-4, 75-159, 1955.
- (15) BERGMANN (W.). — *J. Biol. Chem.*, **117**, 175-8, 1937.
- (16) BHEEMESWAR (B.) et SREENIVASAYA (M.). — *Current Sci.*, **21**, 253, 1952.
- (17) BONE (G. J.). — *Nature*, **157**, 3987, 413, 1946.
- (18) BOSTICCO (A.) et ARNAUDO (M.). — *Atti Soc. Ital. Sci. Vet.*, **8**, 272-75, 1955.
- (19) BOSTICCO (A.) et ARNAUDO (M.). — *Arch. Veter. Ital.*, **7**, 3, 193-217, 1956.
- (20) BOTTERO (G. D.). — *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, **13**, 8, 736-7, 1938.
- (21) BOUNHIOL (J. J.) et DUFFAUT (N.). — *Soc. Sc. Phys. et Nat. Bordeaux*, **7** p., 1951.
- (22) BOUNHIOL (J. J.). — *Proc. Verbaux. Soc. Lin. Bordeaux*, **93**, 106-7, 1951.
- (23) BRANCHINI SCATIZZI (I.). — *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, **21**, 276-7, 1946.
- (24) BRIGHENTI (A.). — *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, **15**, 196-7, 1940.
- (25) BUCK (J.). — *Proc. X^e Int. Cong. of Entom.*, 1958.
- (26) CARO (L. de) et ROVIDA (E.). — *Quaderni Nutriz.*, **6**, 91-96, 1939.
- (27) CHANG (T. C.). — *Bull. Inst. Seric. Chinois*, **1**, **2**, 1942 (résumé).
- (28) COMENGE (M.) et OJEDA (E.). — *Rev. Esp. Fisiol.*, **3**, 4, 351-70, 1947.
- (29) COMENGE (M.) et OJEDA (E.). — *Rev. Esp. Fisiol.*, **4**, 1-2, 109-116, 1948.
- (30) COMENGE (M.) et OJEDA (E.). — *Rev. Esp. Fisiol.*, **4**, 1-2, 117-120, 1948.
- (31) COMENGE (M.) et GUELBEZU (D.). — *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **31**, 1580-86, 1949.

- (32) COMENGE (M.), LORENZO (A.) et OJEDA (E.). — *Rev. Esp. Fisiol.*, **6**, 3, 157-168, 1950.
- (33) COMENGE (M.), STAMM MENENDEZ (D.) et SANTOS RUIZ (A.). — *Rev. Esp. Fisiol.*, **6**, 3, 181-186, 1950.
- (34) COMENGE (M. G.) et GUEL BENZU (D.). — *Rev. Esp. Fisiol.*, **7**, 2, 143-53, 1951.
- (35) DEMIANOVSKI (S.) et DOMAN (G.). — *Biokhimiya*, **9**, 6, 360-64, 1944.
- (36) DRILHON (A.) et BUSNEL (R. G.). — *Rev. Ver à soie*, **1**, 511-13, 1949.
- (37) DUCHATEAU (G.), SARLET (H.) et FLORKIN (M.). — *Arch. Int. Phys.*, **60**, 1, 103-104, 1952.
- (38) DUCHATEAU (G.), FLORKIN (M.) et GROMADSKA (M.). — *Arch. intern. Physiol.*, **66**, 3, 434, 1958.
- (39) EGUCHI (M.). — *J. S. S. J.*, **24**, 5-6, 344-349, 1955.
- (40) EGUCHI (M.). — *J. S. S. J.*, **24**, 5-6, 350-352, 1955.
- (41) FLORKIN (M.). — *Arch. Intern. Physiol.*, **45**, 1, 17-31, 1937.
- (42) FODOR (P. J.). — *Enzymologia*, **13**, 1, 66-72, 1948.
- (43) FRAISSE (R.). — *Rev. Ver à soie*, **4**, 3-4, 99-121, 1952.
- (44) FRAISSE (R.) et LAUDANSKI (F.). — *C. R. Acad. Agri. Fr.*, **309**, 12, 464-7, 1952.
- (45) FRANCESCHINI (J.). — *Quaderni nutriz.*, **6**, 87-90, 1939.
- (46) FUKUDA (T.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **13**, 9, 423-480, 1951.
- (47) FUKUDA (T.). — *Bull. Seric. Experim. Sta.*, **13**, 9, 481-503, 1951.
- (48) FUKUDA (T.). — *J. S. S. J.*, **20**, 444-47, 1951.
- (49) FUKUDA (T.) et MATUDA (M.). — *J. S. S. J.*, **22**, 6, 243-47, 1953.
- (50) FUKUDA (T.), KIRIMURA (J.), MATUDA (M.) et SUZUKI (T.). — *Nature*, **175**, 4467, 1041, 1955.
- (51) FUKUDA (T.). — *Nature*, **177**, 4505, 429-30, 1956.
- (52) FUKUDA (T.) et HAYASHI (T.). — *J. Biochem. Jap.*, **45**, 7, 469-474, 1958.
- (53) GAMO (T.). — *Bull. of Seric. and Silk ind.*, **9**, 2, 155-158, 1937 (résumé).
- (54) GAMO (T.). — *Bull. of Seric. and Silk ind. Jap.*, **13**, 64-89, 1941.
- (55) GAMO (T.), SEKI (H.) and TAKIZAWA (S.). — *J. S. S. J.*, **20**, 106-110, 1952.
- (56) GAMO (T.) et NISHIYAMA (H.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **3**, 30-34, 1953.
- (57) GAMO (T.) et NISHIYAMA (H.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **3**, 30-34, 1954.
- (58) GAMO (T.) et SEKI (H.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **4**, 29-38, 1954.
- (59) GAMO (T.). — *The Imp. Ueda Coll. Seric. and Silk ind.*, **2**, 1, 64-67, 1956.
- (60) GARCIA (I.), TIXIER (M.) et ROCHE (J.). — *C. R. Soc. Biol., Fr.*, **150**, 3, 468-70, 1956.
- (61) GEROULD (J.). — *J. Morphol.*, **48**, 385-431, 1929.
- (62) GEROULD (J.). — *Acta Zool. Stockholm*, **19**, 297-352, 1938.
- (63) GRASSE (P. P.) et LEPERON (L.). — *C. R. Acad. Sc. Fr.*, **201**, 618-620, 1935.
- (64) GRASSE (P. P.) et LEPERON (L.). — *C. R. Soc. Biol.*, **122**, 24, 1013, 1936.
- (65) HAYASHI (Y.). — *J. S. S. J.*, **26**, 5, 352-356, 1957.
- (66) HIRATSUKA (E.). — *Bull. Imp. Seric. Exp. Sta.*, **1**, 3, 237-315, 1926.
- (67) HIRATSUKA (E.). — *Bull. Imp. Seric. Exp. Sta.*, **6**, 11, 457-474, 1925.
- (68) HEMMINGSEN (A. M.). — *Sk. Arch. Phys.*, **44**, 204-210, 1924.
- (69) HORIE (Y.). — *Jap. J. of Appl. Zool.*, **20**, 1-2, 68-74, 1955.
- (70) HORIE (Y.) et TANAKA (M.). — *J. S. S. J.*, **26**, 2, 40-45, 1957.
- (71) HORIE (Y.) et TANAKA (M.). — *J. S. S. J.*, **26**, 4, 284-89, 1957.
- (72) HSUEH (T. Y.) et TANG (P. S.). — *Physiol. Zool.*, **17**, 71-78, 1944.
- (73) INAGAMI (K.). — *J. S. S. J.*, **23**, 5, 304-307, 1954.
- (74) INAGAMI (K.). — *J. Agric. Chem. Soc. Jap.*, **29**, 12, 918-926, 1955.
- (75) IOBLACHVILI (M. E.). — *Tr. Sta. Rech. Seric. Tbilissi*, **2**, 157-170, 1955.
- (76) ISHIHARA (R.). — *J. S. S. J.*, **25**, 2, 135-140, 1956.

- (168) SINGH JOLLY (M.). — *Rev. Ver à soie*, **10**, 3, 185-228, 1958.
- (169) STELNICEANU (E.). — *Ann. R. Staz. Bac. Sper. Padova*, **46**, 389-397, 1931.
- (170) SUGAI (E.). — *J. S. S. J.*, **26**, 2, 35-40, 1957.
- (171) STAMM (D.), COMENGE (M.) et SANTOS RUIZ (A.). — *Rev. Esp. Fisiol.*, **6**, 3, 187-193, 1950.
- (172) TAKAHASHI (J.). — *J. agr. Chem. Soc. Jap.*, **29**, 8, 711-15, 1955.
- (173) TANAKA (S.) et SHIMIZU (I.). — *J. S. S. J.*, **26**, 1, 50-2, 1957.
- (174) TAZIMA (Y.). — *Intern. Silk. Assoc. (B.)*, **20**, 27-29, 1954.
- (175) TIMON DAVID (J.). — *Ann. Fac. Sc. Marseille*, **15**, 2, 45-165, 1941.
- (176) TOBIAS (J. M.). — *J. Cellular. Comp. Physiol.*, **31**, 143-48, 1948.
- (177) TORII (K.) et MORII (K.). — *Rep. Inst. Seric. Sci.*, **2**, 3-11, 1948.
- (178) TSUJITA (M.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **12**, 6, 667-678, 1948.
- (179) TREVISAN (M.). — *Ann. Sperim. Agr. Ital.*, **8**, 5, 1401-14, 1954.
- (180) URAMOTO (S.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **8**, 2, 43-102, 1932.
- (181) USHIODA (T.). — *Ann. Rep. Coop. Res. (Agri.) Minist. Educ. Jap.*, n° 16, 1954.
- (182) VENEROSO (A.). — *Boll. Staz. Bach. Gels. Ascoli Piceno*, (t. à p.), 11 p, 1948.
- (183) VENEROSO (A.). — *Boll. Zool. Ital.*, **22**, 2, 279-92, 1955.
- (184) VENKATACHALA MURTHY (M. R.) et SREENIVASAYA (M.). — *J. Sci. Industr. Res., India*, **12** B, 7, 314-6, 1953.
- (185) WASOWICZ (J.). — *Prace Inst. Jedw. Natur.*, **1**, 1, 83-103, 1957.
- (186) WATANABE (H.). — *J. S. S. J.*, **27**, 2, 45-54, 1958.
- (187) WATANABE (H.). — *Nature*, **182**, 4631, 325-26, 1958.
- (188) WATERHOUSE (D. F.). — *Australian J. Sci. Res.*, **2**, 4, 428-37, 1949.
- (189) WOJTCZAK (L.). — *Acta Biol. Exper. Pologne*, **17**, 1, 20-13, 1956.
- (190) WYATT (G. R.), LOUGHHEED (T. C.) et WYATT (S. S.). — *J. Gen. Physiol. U. S. A.*, **39**, 6, 853-68, 1956.
- (191) WYATT (S. S.). — *J. Gen. Physiol., U. S. A.*, **39**, 6, 841-52, 1956.
- (192) YAMAGUCHI (S.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric. Shinshu Univ.*, **5**, 47-52, 1955.
- (193) YAMAGUCHI (S.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric. Shinshu Univ.*, **6**, 45-50, 1956.
- (194) YAMAFUJI (K.), ETO (M.) et YOSHIHARA (F.). — *Enzymologia*, Pays-Bas, **17**, 5-6, 297-9, 1956.
- (195) YOKOYAMA (T.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **8**, 2, 43-102, 1932.
- (196) YOSHIDA (R.). — *Res. Bull. of the Imp. Tokyo Seric. Coll.*, **2**, 1, 23-58, 1939.
- (197) YOSHIDA (T.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **14**, 7, 351-426, 1955.

CHAPITRE IV

LA SÉCRÉTION DE LA SOIE

Chez le Ver à soie, la production de soie implique le fonctionnement d'un appareil séricigène assez complexe dont nous allons d'abord rappeler quelques aspects morphologiques.

I. — L'appareil séricigène

Si l'on ouvre un Ver à soie du *dernier âge* et qu'on étudie par dissection l'appareil séricigène, la partie la plus apparente est constituée par une paire de glandes qui occupent un volume considérable dans la cavité générale.

1. — Les glandes séricigènes

Chaque glande comprend :

— une partie apicale qui étend ses nombreux replis le long de la partie postérieure de l'intestin moyen ; c'est le tube sécréteur qui atteint une longueur de 15 cm pour une largeur qui ne dépasse pas 1,5 mm.

— une partie moyenne qui présente trois branches successives (au total 50 mm environ) et se caractérise par une épaisseur remarquable (3 mm) ; c'est le réservoir, qui se loge de façon légèrement ventrale le long de la partie antérieure de l'intestin moyen.

— la partie proximale est un canal fin (0,2 mm) et assez long (20 mm) appelé tube excréteur ou conducteur. Les deux canaux se rejoignent au niveau de la tête en un tube impair, le tube fileur ; au point de jonction, on observe l'aboutissement de deux petits canaux issus eux-mêmes de deux glandes minuscules, les glandes de Lyonnet, qui ne comprennent qu'un petit nombre de cellules. Le tube fileur passe par la presse et se termine à la filière.

Les parois des cellules de la glande ont été confondues par les anciens auteurs avec des membranes autonomes. En fait, la paroi externe reste mince, alors que la paroi interne (intima) devient épaisse au niveau des tubes sécréteur et excréteur. Seul le réservoir semble pouvoir se dilater librement.

2. — La presse

Elle est formée par l'épaississement de l'intima chitineuse du tube fileur, différenciation sur laquelle s'insèrent plusieurs paires de muscles reliés aux parois du labium.

3. — La filière

C'est un petit cône membraneux armé de deux sclérites qui est rendu extrêmement mobile grâce à des muscles dorsaux (hypopharyngiens) et ventraux (labiaux).

La presse et la filière sont innervées par le ganglion sous-œsophagien.

Quelques remarques cytologiques

Rappelons d'abord que la croissance des glandes séricigènes en tant qu'organe est tout à fait considérable depuis l'éclosion de la chenille jusqu'à sa maturité et qu'elle est plus rapide que celle du reste du corps ; au dernier âge, comme le prouve une étude plus détaillée, cette croissance, du fait de l'accumulation de la sécrétion, en particulier pour le réservoir, devient anormalement forte. Chez aucun autre Lépidoptère séricigène, on ne trouve un phénomène d'intensité comparable. Le poids de la glande séricigène du Ver à soie atteint à maturité le quart du poids du corps ; au cours du dernier âge (en une semaine) le poids de la glande est multiplié par 15.

Cette évolution organique s'accompagne, nous le savons déjà, d'une évolution particulière des cellules. Dans son ensemble, la glande est formée d'une seule assise de cellules épithéliales en disposition *opposée alternée* ; autrement dit en coupe, on ne voit que deux cellules à la fois. Leur nombre total est constant tout au long de la vie larvaire ; environ 580 cellules pour la région sécrétrice, 300 pour le réservoir, 350 pour le canal. Ces cellules permanentes deviennent géantes ; elles ont perdu toute activité mitotique normale. En même temps,

- (77) ISHIHARA (R.). — *J. S. S. J.*, **25**, 2, 141-146, 1956.
- (78) ISHIHARA (R.). — *J. S. S. J.*, **26**, 2, 23-28, 1957.
- (79) ITAYA (K.). — 1936, in Roeder, *Insect Physiology*, 1953.
- (80) ITO (T.). — *Biol. Bull.*, **105**, 2, 308-15, 1953.
- (81) ITO (T.). — *Cytologia Jap.*, **18**, 2, 105-12, 1953.
- (82) ITO (T.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **14**, 5, 262-278, 1954.
- (83) ITO (T.). — *Oyo-Dobutsug-Zasshi*, **19**, 70-77, 1954.
- (84) ITO (T.) et HORIE (Y.). — *Nature*, **179**, 4570, 1136-37, 1957.
- (85) ITO (T.), HORIE (Y.) et TANAKA (M.). — *Trans. 10^e Intern. Congr. Entomol.*, 1958.
- (86) IWANARI (Y.). — *J. S. S. J.*, **24**, 5-6, 359-363, 1955.
- (87) JUCCI (C.). — *Proc. 8th Intern. Cong. Genet.*, 286-97, 1949.
- (88) KASHIWADA (Y.). — *J. S. S. J.*, **19**, 329, 1950.
- (89) KATO (K.). — *J. S. S. J.*, **2**, 226-231, 1931.
- (90) KATO (M.). — *Jap. J. Genetics*, **25**, 234-35, 1950.
- (91) KATO (M.). — *Physiol. Ecol., Jap.*, **4**, 108-109, 1951.
- (92) KATO (M.) et HAMAMURA (Y.). — *J. S. S. J.*, **22**, 1, 19-21, 1953.
- (93) KATO (M.) et HAMAMURA (Y.). — *Science*, **115**, 703-704, 1952.
- (94) KAWAMI (K.) et KATO (M.). — *J. S. S. J.*, **23**, 1, 52-3, 1954.
- (95) KAWASHIMA (). — *Bull. Ass. Seric. Jap.*, **1**, 7, 1914.
- (96) KHUDJAKOV (I. V.). — *Trudy vsezojuzn. ObsRch. Fiziol. Biokhim. Formakol.*, S. S. S. R., **3**, 107-10, 1956.
- (97) KIKKAWA (H.) et KUWANA (H.). — *Annot. Zool. Jap.*, **25**, 30-33, 1952.
- (98) KIKKAWA (H.). — *Advances in Genetics*, **5**, 107-40, 1953.
- (99) KISHI (Y.). — *Communication personnelle*, 1956.
- (100) KIRIMURA (J.). — *Communication personnelle*, 1956.
- (101) KITAZAWA (S. I.). — *Bull. Seric. Silk ind. Japan*, **3**, 1, 4-6, 1930.
- (102) KOBAYASHI (S.). — *Bull. Fac. Text. Fib. Kyoto Univ.*, **1**, 1, 54-72, 1954.
- (103) KOBAYASHI (S.), WAKU (Y.) et SUMIMOTO (K. I.). — *Bull. Fac. Text. Fib., Kyoto Univ.*, **1**, 2, 206-222, 1955.
- (104) KOBAYASHI (S.), WAKU (Y.) et SUMIMOTO (K. I.). — *Bull. Fac. Text. Fib., Kyoto Univ.*, **2**, 1, 399-404, 1956.
- (105) KOBAYASHI (M.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **15**, 3, 181-273, 1957.
- (106) KOIDE (F.), NAGAYAMA (H.) et SHIMURA (K.). — *J. Agric. Chem. Soc. Japan*, **29**, 12, 987-90, 1955.
- (107) KONDO (Y.). — *J. S. S. J.*, **26**, 5, 349-351, 1957.
- (108) KONDO (Y.) et WATANABE (T.). — *J. S. S. J.*, **26**, 4, 298-305, 1957.
- (109) KOPEC (S.). — *Biol. Bull.*, **46**, 1-12 et 23-34, 1924.
- (110) KURSANOV (A. L.) et WYSKREBENTSEVA (E. I.). — *Biokhimija*, **18**, 3, 363-70, 1953.
- (111) LAHARGUE (J.). — *Actes VII^e Cong. Seric. Intern. Alès Fr.*, 1948.
- (112) LAMBERT (F.). — *Montpellier*, 1891.
- (113) LAMBERT (F.). — *Imp. Nat. Fr.*, 1892.
- (114) LEGAY (J. M.). — *Thèse Doctorat, Paris*, 1955.
- (115) LEGAY (J. M.) et PASCAL (M.). — *C. R. Soc. Biol.*, **149**, 13-14, 1362-64, 1955.
- (116) LEVY (R. I.) et SCHNEIDERMAN (H. A.). — *Nature*, **182**, 4634, 491-93, 1958.
- (117) LOMBARDI (L.). — *Rend. Ist. Bac. R. Sc. Sup. Agric. Portici*, **3**, 263, 1918.
- (118) MAKAREVSKAYA (E. A.). — *Dokl. Akad. Nauk.*, S. S. S. R., **25**, 17, 197-203, 1945.
- (119) MANUNTA (C.). — *Sci. Genet. Ital.*, **3**, 56-66, 1947.
- (120) MANUNTA (C.). — *Rend. Acad. Naz. Dei Lincei*, **4**, 2, 117-121, 1947.
- (121) MANUNTA (C.). — *Actes du VII^e Cong. Seric. Intern. Alès Fr.*, 1948.
- (122) MANUNTA (C.). — *Atti dell'Acad. Naz. Lincei*, **8**, 117-122, 1948.

- (123) MASERA (E.). — *Ann. R. Staz. Bacol. Sperim.* Padova, **48**, 313-320, 1936.
- (124) MARKOVIC-GIATA (L.). — *Acta physiol. Pharmacol. Neerl.*, **6**, 339-45, 1957.
- (125) MASERA (E.). — *Agr. Venezia*, Oct., 1-24, 1954.
- (126) MATSUMURA (S.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **13**, 10, 513-519, 1951.
- (127) MATSUMOTO (T.) et SAKURAI (M.). — *J. S. S. J.*, **25**, 2, 147-8, 1956.
- (128) MATSUMOTO (T.) et SAKURAI (M.). — *Bull. Fac. Text. Fib.*, Kyoto Univ., **2**, 1, 61-66, 1957.
- (129) MATSUMOTO (T.) et SAKURAI (M.). — *S. J. J. S.*, **26**, 2, 46-52, 1957.
- (130) MAYMONE (B.), TIBERIO (M.) et TRIULZI (G. A.). — *Ann. Sper. Agrar.* (Rome), **10**, 2, 619-46, 1956.
- (131) MORI (S.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **8**, 5, 209-228, 1932.
- (132) MURTHY (M. R.). — Thèse Doctorat, Bangalore (India), 1953.
- (133) MURTHY (M. R.) et SREENIVASAYA (M.). — *Nature*, **172**, 4380, 684-5, 1953.
- (134) NIEMIERKO (W.). — *Acta biol. exper. Pol.*, **14**, 137-50, 1947.
- (135) NISHIZAWA (K.), SHIMIZU (T.), OBINATA (H.) et YAMAGUCHI (S.). — *J. S. S. J.*, **22**, 4, 143-8, 1953.
- (136) NISHIZAWA (K.) et HAGIWARA (N.). — *J. S. S. J.*, **24**, 5-6, 314-18, 1955.
- (137) NISHIZAWA (K.) et KOBAYASHI (T.). — *J. S. S. J.*, **24**, 5-6, 318-324, 1955.
- (138) NITTONO (Y.) et TAKESHITA (H.). — *J. S. S. J.*, **22**, 6, 239-42, 1953.
- (139) NITTONO (Y.) et NAKASONE (S.). — *J. S. S. J.*, **25**, 1, 1-4, 1956.
- (140) NITTONO (Y.) et NAKASONE (S.). — *J. S. S. J.*, **25**, 1, 5-10, 1956.
- (141) NUNOME (Z.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **12**, 1, 17-39, 1944.
- (142) NUNOME (Z.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **12**, 1, 41-90, 1944.
- (143) NUNOME (Z.). — *Bull. Fac. Text. Fib.*, Kyoto Univ., **1**, 1, 26-32, 1954.
- (144) OVANESIAN (T. T.). — *Zool. Zhur.*, **30**, 86-88, 1951.
- (145) PASCAL (M.). — *Rev. Ver à soie*, **8**, 5-6, 217-8, 1956.
- (146) PIGORINI (L.). — *Inform. Ser.* Roma, **2**, 1915.
- (147) PIGORINI (L.). — *Ann. R. Staz. Bac. Sper.* Padova, 1924-25.
- (148) PALM (N. B.). — *Actes VIII^e Congr. Intern. Entom.*, Stockholm, 1950.
- (149) REALI (G.). — *Ann. Fac. Agr. Univ.* Milano, **4**, 193-6, 1955.
- (150) RICHARDSON (C. H.), BURDETTE (R. C.) et EAGLESON (C. W.). — *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **24**, 503-507, 1931.
- (151) SAHASHI (Y.). — *Biochem. J. Jap.*, **40**, 227, 1953.
- (152) SAKURAI (M.) et MATUMOTO (J.). — *J. S. S. J.*, **22**, 2, 62-64, 1953.
- (153) SAKURAI (M.), MONDEN (H.) et MATUMOTO (T.). — *Bull. Fac. Text. Fib.* Kyoto Univ., **1**, 1, 15-25, 1954.
- (154) SAKURAI (M.), MATUMOTO (T.). — *J. S. S. J.*, **25**, 1, 47-48, 1956.
- (155) SAKURAI (M.) et MATUMOTO (T.). — *J. S. S. J.*, **23**, 4, 217-20, 1954.
- (156) SAKURAI (M.) et MATUMOTO (T.). — *J. S. S. J.*, **24**, 5-6, 377-82, 1955.
- (157) SAMOKHVALOVA (G. V.). — *Zool. Zhur.*, **37**, 4, 548-561, 1958.
- (158) SASAKI (S.), WATANABE (T.) et TASAKA (Y.). — *J. S. S. J.*, **20**, 448, 1951.
- (159) SASAKI (S.) et ODA (J.). — *J. S. S. J.*, **24**, 5-6, 333-7, 1955.
- (160) SASAKI (S.), WATANABE (T.) et KONDO (Y.). — *J. S. S. J.*, **26**, 4, 2, 91-97, 1957.
- (161) SEKI (T.). — *Japan J. Genet.*, **26**, 246, 1951.
- (162) SHARADA (K.), SHROFF (L. T.), SHYAMALA (M. B.), SHAMAMENGAR (K.) et BHAT (J. V.). — *J. Ind. Inst. Sa.*, **384**, 4, 220-3, 1956.
- (163) SHIGEMATSU (H.). — *J. S. S. J.*, **25**, 2, 115-21, 1956.
- (164) SHIGEMATSU (H.). — *J. S. S. J.*, **25**, 2, 122-27, 1956.
- (165) SHIGEMATSU (H.). — *Nature*, **182**, 4639, 880-2, 1958.
- (166) SHINODA (O.). — *Annot. Zool. Jap.*, **13**, 117-25, 1931.
- (167) SHYAMALA (M. B.) et BHAT (J. V.). — *J. Sci. and Indus. Res.*, **14**, C., 97-99, 1955.

elles se déforment, elles acquièrent une surface démesurée par rapport à leur épaisseur surtout au niveau du réservoir : elles sont alors 30 à 40 fois plus larges qu'épaisses (4, 12, 26, 53, 54).

Parallèlement, le noyau des cellules perd son aspect ovoïde normal qu'il avait à la naissance de la larve pour devenir irrégulier, lobé et finalement remarquablement polymorphe. Il est difficile, d'ailleurs, d'établir une relation entre le degré de polymorphisme et l'intensité de la sécrétion soyeuse (4). De la même façon, il ne paraît pas évident que l'examen du nombre des cellules des glandes séricigènes permette de classer les espèces séricigènes selon leur production de soie. Par contre, à l'intérieur d'une même espèce, le Ver à soie par exemple, une corrélation paraît exister entre le nombre de cellules et l'activité sécrétoire.

D'autre part, les noyaux des cellules réagissent très vivement à la réaction de FEULGEN (spécifique de la chromatine) et le cytoplasme se révèle de son côté particulièrement riche en acide ribonucléique, mais surtout dans les zones où n'existent pas de phosphatases ; celles-ci feraient partie du système d'enzymes libérant les protéines d'un complexe qu'elle forme avec l'acide nucléique. Cette basophilie du cytoplasme se retrouve à un degré élevé dans toutes les cellules dont la synthèse protéique est intense.

Les noyaux géants des cellules des glandes séricigènes sont encore caractérisés par la présence de nucléoles dont le nombre et la taille augmentent au cours du développement larvaire.

Enfin, on trouve dans le noyau des cellules des glandes séricigènes, et seulement dans le cas des femelles, une masse hétéropicnotique, dont la dimension croît au cours du développement (de 2 μ à 15 μ environ). Exceptionnellement, cette masse peut se dédoubler. L'hétéropicnose permet une diagnose précoce du sexe (20, 52), parfois fort utile.

II. — La sécrétion de la soie

Avant d'aborder la sécrétion de la soie proprement dite, donnons quelques renseignements morphologiques et physico-chimiques sur le fil de soie.

A. — Le fil de soie

I. — Morphologie

Le fil de soie tel qu'il sort de la filière (ou bave) comprend en fait deux brins accolés qui sont issus des deux glandes. Il est possible d'étudier *a posteriori* la morphologie du fil et par suite certaines modalités du filage, en dévidant un seul cocon à la fois et en effectuant des mesures et des examens microscopiques régulièrement espacés (19, 49).

On s'aperçoit ainsi, que le fil élémentaire se présente sous la forme d'un fuseau très allongé, puisque sa longueur peut être de l'ordre de 800 m pour une épaisseur maximum de 40 à 45 μ . Le plus souvent le diamètre du fil s'accroît rapidement dans les 30 ou 60 premiers mètres (de 28 à 36 μ par exemple), puis reste à peu près constant jusqu'à 600 m et enfin diminue progressivement jusqu'à son extrémité, pour finir plus fin qu'il n'avait commencé (18 à 25 μ).

Nous avons dit à peu près constant, car les irrégularités de diamètre sont fréquentes et de l'ordre de 10 à 15 p. 100 ; mais elles ne durent pas. Les variations importantes (de 8 à 50 μ) sont exceptionnelles.

Si l'on étudie le fil à un grossissement convenable, on s'aperçoit non seulement qu'il est formé de deux brins, mais que chacun d'eux est constitué d'un axe central et d'un manchon dont la réfringence est nettement différente. La fibre centrale est faite de fibroïne, le manchon de sérécine.

L'épaisseur de ces couches peut varier sur de courtes longueurs de façon importante ; elle varie de façon systématique, selon l'endroit du fil et selon les races de vers (43, 44) ; des sécrétions anormales (de nature cellulosique) peuvent s'ajouter à la have et lui donner un aspect particulier d'exfoliation. N'oublions pas l'accident le plus simple, suivant lequel les deux brins du fil se décollent sur une partie de leur longueur.

2. — *Physico-chimie*

Au moment du filage, la solidification instantanée de la solution colloïdale (48), qui sort des glandes sérécigènes, laisse bien distinctes deux substances, la fibroïne et la sérécine.

La sérécine, à la différence de la fibroïne, est soluble dans l'eau ; comme le dévidage des cocons s'effectue précisément dans l'eau, c'est en définitive seulement la fibroïne qui est l'objet de transformation et de commerce.

La fibroïne est une protéine filamenteuse, à la composition de laquelle participent de nombreux acides aminés.

Acides aminés (1)	Fibroïne	Sérécine	Soie totale
Alanine.....	28,30 %	4,00 %	25,00 %
Arginine.....	0,83	4,09	1,65
Acide aspartique.....	1,60	16,80	5,50
Acide glutamique.....	1,37	10,65	2,10
Glycine.....	42,80	8,60	33,60
Histidine.....	0,35	1,39	0,73
Isoleucine.....	1,30	0,80	1,45
Leucine.....	1,00	0,88	0,96
Lysine.....	0,42	5,84	1,22
Méthionine.....	0,11	—	0,15
Phénylalanine.....	1,07	0,65	1,11
Proline.....	0,48	—	0,48
Sérine.....	14,70	30,10	16,00
Thréonine.....	1,12	5,18	3,00
Tryptophane.....	0,26	—	0,49
Tyrosine.....	13,75	3,80	12,35
Valine.....	2,88	1,85	3,15

(1) D'après le tableau de KIRIMURA (J.) et FUKUDA (T.) au Symposium International de Génétique (Tokyo, 1956).

Mais l'ossature de cette protéine est composée essentiellement de glycine et d'alanine ; on note aussi l'importance de la sérine et de la tyrosine. Le poids moléculaire de cette protéine est estimé entre 7 000 et 33 000, mais est sans doute plus proche de ce dernier chiffre que du premier.

La sérécine est au contraire plus riche en acide aspartique, en acide glutamique et surtout en sérine.

Mais la soie n'est pas faite seulement de substances azotées. On y trouve aussi des produits minéraux. Ainsi les coques soyeuses donnent 1,7 p. 100 de cendres dont plus de la moitié provient de la fibroïne. Les principaux éléments sont la chaux, la magnésie et les oxydes de fer et d'alumine. Le fer, le manganèse et le cuivre se retrouvent surtout dans la sérécine.

D'autre part, la soie contient les pigments d'origine alimentaire dont nous avons déjà parlé, la gamme de pigments présents variant selon les races et diverses conditions.

Enfin, la séricine donne par hydrolyse de petites quantités de glucose et de chitosamine (1) ce qui l'oppose à la fibroïne. Il est regrettable que des analyses complètes et récentes ne nous informent pas mieux sur la composition exacte de la séricine et de la fibroïne.

B. — La sécrétion de la soie

Il y a lieu de souligner une fois encore l'importance quantitative considérable que prend chez *Bombyx mori* la sécrétion de la soie : 15 à 25 p. 100 du poids de la chenille peut être sécrété sous cette forme, ce qui conduit, du fait des pertes diverses accompagnant la métamorphose à des cocons dont la coque soyeuse représente le tiers du poids total ; peu d'animaux fournissent des produits utiles représentant une si grande proportion du poids vif.

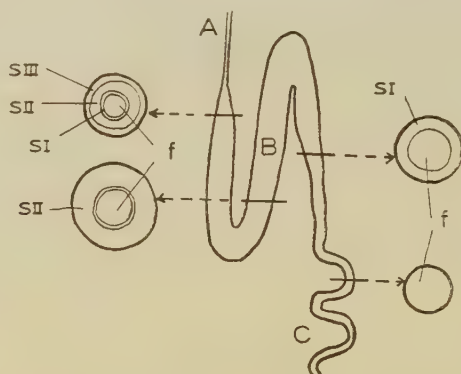


FIG. 12. — Schéma du fonctionnement de la glande séricigène. — A, partie antérieure de la glande ; B, partie moyenne ; C, partie postérieure. — f, fibroïne ; S I, II, III, séricine I, II, III.

Les différentes parties de la glande séricigène ne travaillent pas de la même façon et l'on peut mettre en évidence une localisation topographique de la sécrétion. Mais celle-ci n'est pas aussi simple qu'UMEYA (55) et L'ESPERON (36) l'avaient admise.

Ainsi (cf. fig. 12), le tube sécréteur forme essentiellement de la fibroïne, mais dans sa partie basse, il sécrète un peu de séricine (sér. 1), qui adhère très étroitement à la fibroïne ; la partie haute du réservoir ne forme également que cette séricine 1 ; la partie moyenne du réservoir sécrète seulement, mais en abondance, une séricine (sér. II), plus muqueuse que la précédente ; sa partie basse fournissant un dernier et mince manchon de séricine (sér. III). Ainsi, le brin élémentaire, qui sortira par la filière se constitue progressivement, au fur et à mesure que la masse colloïdale qui lui donnera naissance descend dans la lumière séricigène. L'étude du rôle physiologique des différentes parties de cette glande conduit à abandonner les anciennes appellations de tube sécréteur, réservoir, canal excréteur et à les remplacer respectivement par les noms de partie postérieure, partie moyenne, partie antérieure qui ne préjugent en rien de leur activité.

Cette spécialisation des cellules de la glande, qui correspond au moins en

partie à des aptitudes différentes de ces cellules à pomper dans l'hémolymph tel ou tel produit se manifeste également de façon visible pour les pigments. Ainsi dans les glandes séricigènes, qui donneront des cocons à couche externe jaune dorée, c'est la partie basse du réservoir qui est perméable aux caroténoïdes et qui est elle-même colorée par ces pigments. Dans les glandes de chenilles qui donneront des cocons à couche interne très colorée, c'est au contraire la partie haute du réservoir qui présente cette aptitude (30).

Mais les pigments ne constituent qu'un problème secondaire. Comment se forme la fraction essentielle de la soie, c'est-à-dire la fraction azotée? Et d'abord de quels matériaux se servent les cellules séricigènes pour la sécréter?

Si la synthèse de la soie se réalise dans la glande, elle se sert, en fait, de matériaux puisés dans le sang et ceux-ci sont évidemment en définitive d'origine alimentaire. Mais on a longtemps cru qu'il y avait une certaine *continuité* entre le matériel protéique de la feuille de Mûrier, celui du sang et celui de la soie. Actuellement, nous n'en sommes plus certains du tout. Des études récentes sur le métabolisme du glucose marqué (par du carbone radioactif) ont permis de montrer qu'on retrouve des atomes de carbone marqué dans la glycine et même dans la sérine (14, 24). Les mêmes résultats ont été obtenus avec le formiate marqué (15). On ne devra donc pas s'étonner de relations éventuelles entre la richesse de l'alimentation en hydrates de carbone et l'activité sécrétoire des glandes séricigènes. D'autres recherches, utilisant également des produits marqués, ont mis en évidence que la fibroïne synthétisée n'était *pas marquée de façon uniforme* (14, 51) : on pourrait expliquer ce fait en admettant que la molécule de fibroïne n'est pas formée d'un seul coup, mais synthétisée par étapes, avec association de peptides intermédiaires, libres ou conjugués.

Quoiqu'il en soit, le matériel azoté du sang de la chenille n'en est pas moins utilisé dans la synthèse de la protéine soyeuse. Aussi les recherches ont-elles porté sur la comparaison des acides aminés contenus dans le Mûrier, le sang de la chenille et la fibre soyeuse (21), et de façon plus précise sur les acides aminés réellement utilisés : par exemple, l'alanine de la soie ne semble pas provenir de l'alanine libre de l'hémolymph (25) ; les variations dans la teneur du sang en acides aminés au cours du filage (6, 47) ou celles de l'azote total du sang (3), conduisent à penser qu'il se produit une *mobilisation azotée* à ce moment et que celle-ci a une signification différente selon le sexe.

Jusqu'au 4^e âge les protéines de la feuille de Mûrier sont utilisées surtout à la formation des tissus, et le transfert de protéines vers les glandes séricigènes à partir des autres tissus n'est pas observé. Au 5^e âge, au contraire, les protéines d'origine alimentaire servent à l'élaboration des substances soyeuses et un transfert interne est par ailleurs démontré. Le taux de transfert s'accroît progressivement au cours du 5^e âge et dépend des conditions de nutrition des divers tissus larvaires. Les protéines provenant des tissus histolysés s'accumulent dans le sang et sont converties en globulines et pour partie, en acides aminés, qui semblent prendre part à la formation de la soie (22).

Il est extrêmement intéressant de souligner que ce transfert azoté est en relation avec une histolyse qui fait elle-même partie des processus de la métamorphose.

Il n'y a pas lieu de s'étonner, en conséquence, si le filage du cocon (45, 56) et même la sécrétion de la soie (9) se révèlent comme dépendant de mécanismes hormonaux.

Inversement, toute modification expérimentale imposée à l'activité des glandes séricigènes doit retentir d'une façon ou d'une autre sur le déroulement

de la métamorphose. C'est ce que prouvent les recherches de divers auteurs, qui ont pratiqué soit la cautérisation de la filière (2, 36) soit la section des conduits excréteurs des glandes (5), soit l'ablation des glandes (6, 16).

Un problème se pose encore, dont l'intérêt pratique est évident : quels effets peuvent avoir sur la sécrétion de la Soie, des facteurs naturels externes tels que la température, l'humidité et surtout l'alimentation ?

Ces questions difficiles (8) commencent seulement à être abordées de façon expérimentale soit par l'étude des variations dans la quantité de soie produite (4, 19), soit par l'étude des modifications dans les propriétés technologiques (en particulier dynamométriques) du fil de soie (19, 31, 35). Les résultats obtenus, bien qu'indirects, démontrent l'existence de variations chimiques et physiques dans la structure des substances soyeuses. L'analyse directe de ces variations, la plus intéressante parce que destinée à éclairer le mécanisme de la sécrétion lui-même, n'est pratiquement pas commencée (32). De toute façon, des transformations importantes du matériel se réalisent au niveau des cellules des glandes séricigènes, qui ne se contentent pas de puiser dans l'hémolymphe des éléments directement utilisables ; par exemple, plusieurs auteurs s'accordent à trouver que la phénylalanine est transformée directement en tyrosine (dont on connaît l'abondance dans la fibroïne) (13, 23).

Par ailleurs, l'extrême richesse du cytoplasme des cellules des glandes séricigènes en acide ribonucléique (18) (plus de 3 000 γ par g de tissus frais dans la partie postérieure, environ 6 fois moins au niveau du réservoir) a été mise en relation par BRACHET avec la synthèse des protéines constitutives de la soie (10).

La richesse du sang et des glandes séricigènes, au 5^e âge en phosphore organique est également à rapprocher de ce phénomène (34), de même que l'activité phosphatasique des glandes (11, 17, 46). On sait que les phosphatases peuvent être considérées comme des « activateurs de synthèse ».

Mais sur le travail de sécrétion proprement dit, dans son aspect cytologique, nous restons en définitive assez mal informés. On peut admettre pour le moment en accord avec LESPÉRON (36) que la synthèse de la soie s'effectue au sein du cytoplasme, sans rapport direct avec un organite déterminé.

Les cellules de la partie postérieure de la glande formeraient d'abord de fines gouttelettes d'une profibroïne, qui après réunion dans de petites vésicules donneraient la fibroïne. C'est le contenu de ces vésicules qui serait expulsé dans la lumière de la glande et rejoindrait la colonne de fibroïne qui y circule lentement (7).

Enfin, l'étude de la synthèse protéique des glandes séricigènes est également étudiée *in vitro* : on s'est ainsi aperçu qu'elle était maximum à pH 8, qu'elle était stimulée par les phosphates et les acides cétoniques, le lactate et les acides panthothénique et ascorbique, inhibée par le fluorure de sodium et le dinitrophénol (33, 50).

Le contenu de la glande, résultat de la sécrétion, se présente sous la forme d'une suspension aqueuse colloïdale. C'est pendant le filage que cette structure se transforme : d'une part il y a coagulation, cette solidification est due plus à l'action mécanique de la presse qu'à l'action ultérieure de l'air ; la fibroïne liquide de la glande serait donc un colloïde irréversible instable qui tend à coaguler sous l'effet mécanique. D'autre part, il y a passage d'un état amorphe à une structure cristalline sous l'effet de deux forces ; une tension appliquée le long de l'axe de la fibre et une pression appliquée perpendiculairement à la précédente par la presse ; ces forces provoquent un réarrangement des molé-

cules qui s'orientent systématiquement pour donner une fibre (28). La question se pose cependant de savoir si une fibrillation préalable n'est pas amorcée dans la fibroïne avant le passage par la presse (37).

L'écoulement de la soie liquide dans la glande *in vivo* dépend de facteurs morphologiques, tels que la forme et les dimensions de la glande elle-même (38) ou de la filière (41, 42), il dépend aussi de facteurs physiologiques (39, 40) ; ainsi, en cours de filage, les glandes séricigènes, sont le siège de mouvements d'expansion et de contraction, dont l'ampleur peut atteindre 20 à 30 p. 100 du volume de l'organe.

L'étude de tels facteurs jointe à celle du comportement de filage permet de mieux comprendre la constitution d'un fil normal et de commencer à expliquer les défauts qu'il présente parfois (27, 41).

C. — Le comportement de filage

Le fonctionnement de la glande séricigène commence *dès la fin de la vie embryonnaire* et l'accumulation de la sécrétion est suffisante à l'éclosion pour que le Ver nouveau-né file avant même d'avoir commencé à manger.

Le travail de sécrétion se poursuivra ensuite de façon continue durant toute la vie larvaire ; mais le rejet de soie minime en temps normal ne prendra quelque importance qu'à l'occasion des mues ; à ce moment *un premier comportement de filage* se manifestera : le Ver s'attache au support en tendant des fils entre son tégument et celui-ci.

La sécrétion et l'accumulation d'une quantité de soie considérable au dernier âge larvaire seront suivies, avant la mue nymphale, d'un *deuxième comportement de filage*, celui-là très particulier, qui aboutit à la fabrication d'un cocon. Ce comportement prend place entre la fin de l'alimentation larvaire et la mue nymphale. Fait curieux, ce comportement a été mieux étudié, de façon récente, chez d'autres séricigènes que le Ver à soie, si bien que certains problèmes, comme celui des « doubles » dont nous dirons quelques mots, ne sont pas résolus.

Le Ver mûr émet d'abord son fil de façon inorganisée, c'est-à-dire que celui-ci est disposé au hasard sur les supports rencontrés. Puis un commencement d'organisation apparaît en ce sens que le Ver délimite un certain volume où le fil d'abord lache est tissé de plus en plus serré en allant vers l'intérieur, jusqu'à ce qu'on distingue nettement l'enveloppe extérieure, le moule d'un véritable cocon. Toute cette soie, extérieure au cocon proprement dit, constituera au moment de la récolte, la *blase*, c'est-à-dire du point de vue pratique, un déchet de soie.

Après ce stade, le Ver est prisonnier de sa première ébauche et tisse son cocon en tapissant les parois de celle-ci de couches successives de soie. Le tissage est alors serré et se distingue aisément de la blase. C'est par une série de mouvements assez réguliers, de tractions et de balancements de la partie antérieure du corps que le Ver étire son fil et le dispose de façon régulière. Ainsi pendant près de trois jours, le Ver rejettera patiemment 1 000 mètres de fil sans jamais l'interrompre ; il effectuera plusieurs centaines de milliers de fois les mêmes mouvements de la tête, qui lui permettront de disposer ces innombrables boucles de fil dont l'ensemble forme le cocon.

On comprend sans peine que ce travail minutieux soit facilement troublé par un quelconque facteur externe ou interne. Un cocon anormal ou abandonné est l'indice d'une maladie ou d'un dérèglement physiologique. Un choc de

température, un excès d'humidité peuvent également modifier ou interrompre ce comportement de filage.

Parmi les facteurs externes qui influent sur le comportement de filage, il faut noter la forme et les dimensions du volume dont dispose le Ver. Les facteurs internes semblent fort variés : l'ablation des palpes maxillaires conduit à des cocons pointus, des interventions directes sur les ganglions provoquent la formation de cocons allongés, ouverts, etc... (57).

Il arrive enfin que, de façon normale, et dans des proportions assez régulières selon les races plusieurs Vers tissent ensemble un même cocon. En général, il s'agit de deux Vers seulement ; c'est pourquoi le cocon résultant est appelé « double ». Mais il n'est pas rare de rencontrer des « triples ». Il est exceptionnel de trouver des cocons comprenant plus de trois chrysalides, sauf, paraît-il dans certaines races extrêmes-orientales où le nombre de sept ou huit est atteint.

Le déterminisme du phénomène est extrêmement mal connu et seuls des facteurs secondaires ont été mis en évidence : température, degré de maturation, place disponible, aptitude raciale. Pour les doubles par exemple, on sait qu'il n'y a aucune relation avec le sexe : c'est-à-dire qu'on trouve les proportions prévues par le calcul des probabilités :

25 p. 100 de doubles femelles ; 25 p. 100 de doubles mâles et 50 p. 100 de mixtes.

Quoiqu'il en soit, le tissage en commun d'un cocon peut être considéré comme un rudiment de comportement social. Mais comment l'interpréter ?

Et d'une façon générale comment interpréter la sécrétion de la soie ? De nombreux auteurs se sont en effet interrogés sur sa signification.

ALLEGRET (4) tire d'expériences de rétention expérimentale de la soie (qui entraîne la mortalité), des arguments en faveur de la toxicité de la soie, et conclut dans le même sens que LESPÉRON (36) au rôle indispensable des glandes séricigènes dans l'épuration protidique du sang. Cependant, que la soie, produit élaboré, soit toxique à l'organisme après une libération anormale dans son milieu intérieur ne paraît pas un argument suffisant. Des expériences récentes d'ablation de glandes (29) montrent que la glandectomie n'a que des effets secondaires ; en particulier, elle n'empêche pas la métamorphose, ni la reproduction ultérieure. Ces résultats ont été non seulement confirmés, mais précisés (6). Ainsi l'ablation des glandes conduit à un système d'acides aminés plasmatiques différents de celui des témoins (plus de thréonine, moins d'histidine), mais la concentration totale des acides aminés dosés *reste voisine* de celle des témoins.

Dans ces conditions l'interprétation de la sécrétion soyeuse devra être reprise de façon plus objective. D'ailleurs nous ferons une remarque ; le comportement précis, perfectionné et parfois social qui accompagne le rejet de la soie et dont nous venons de décrire quelques caractéristiques fait qu'on peut difficilement traiter la soie comme une banale substance de déchet.

RÉFÉRENCES DU CHAPITRE IV

- (1) ABDERHALDEN (E.) et ZUMSTEIN (O.). — *Zeitschr. phys. Chemic.*, **207**, 141-146, 1932.
- (2) ALLEGRET (P.). — *C. R. Acad. Sci., Fr.*, **232**, 3, 268-70, 1951.
- (3) ALLEGRET (P.). — *C. R. Acad. Sci., Fr.*, **241**, 5, 518-20, 1955.
- (4) ALLEGRET (P.). — Thèse, Paris, 1956.

- (5) AMANIEU (M.). — *C. R. Soc. Biol.*, **148**, 7-8, 679-80, 1954.
- (6) AMANIEU (M.). DUCHATEAU (G.), FLORKIN (M.) et JEUNIAUX (C.). — *Arch. Intern. Physiol. et Bioch.*, **64**, 3, 518-9, 1956.
- (7) BERGMANN (W.). — *Text. Res.*, **9**, 9, 329-42, 1939.
- (8) BERGMANN (W.). — *Text. Res.*, **10**, 462-75, 1940.
- (9) BOBKOVA (T. S.). — *Entomol. Oboz.*, S. S. S. R., **34**, 23-34, 1955.
- (10) BRACHET (J.). — *Embryologie chimique*, Ed. Desoer, 1944.
- (11) BRADFIELD (J. R. G.). — *Quart. J. Microsc. Sci.*, **92**, 1, 87-112, 1950.
- (12) BRANCHINI SCATIZZI (I.). — *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, **12**, 9, 632-3, 1937.
- (13) BRICTEUX-GRÉGOIRE (S.), VERLY (W. G.) et FLORKIN (M.). — *Arch. Intern. Physiol. et Bioch.*, **64**, 3, 531-2, 1956.
- (14) BRICTEUX-GRÉGOIRE (S.), VERLY (W. G.) et FLORKIN (M.). — *Nature*, **182**, 4648, 1515-16, 1958.
- (15) BRICTEUX-GRÉGOIRE (S.) et VERLY (W. G.). — *Nature*, **182**, 4648, 1515-16, 1958.
- (16) BUONOCORE (C.) et MAGNANI (G.). — *Ann. Sperim. Agrar.*, **12**, 3, 727-45, 1958.
- (17) DENUCE (J. M.). — *Experientia*, **3**, 2, 64-7, 1952.
- (18) DENUCE (J. M.). — *Biochim. et Biophys. Acta*, **8**, III, 1952.
- (19) FRAISSE (R.). — Thèse, Lyon, 1958.
- (20) FRIZZI (G.). — *Actes du VII^e Cong. Seric. Intern.*, Alès, 1948.
- (21) FUKUDA (T.). — *Bull. Ser. Exper. Sta.*, **13**, 9, 423-480, 1951.
- (22) FUKUDA (T.). — *Bull. Ser. Exper. Sta.*, **13**, 9, 481-503, 1951.
- (23) FUKUDA (T.). — *J. Biochem.*, **43**, 2, 137-42, 1956.
- (24) FUKUDA (T.). — *J. Biochem.*, **43**, 2, 137-42, 1956.
- (25) FUKUDA (T.), KIMURA (J.), MATUDA (M.) et SUZUKI (T.). — *J. Biochem.*, **42**, 3, 341-45, 1955.
- (26) GHIDINI (G. M.). — *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, **12**, 10, 701-2, 1937.
- (27) HARADA (C.). — *J. S. S. J.*, **22**, 2, 73-77, 1953.
- (28) HO (C. P.), SHEN (S. M.), TANG (P. S.) et YU (S. H.). — *Physiol. Zool.*, **17**, 1, 78-82, 1944.
- (29) KASTURI (A.), SREENIVASAYA (M.) et TRIPATHI (R. L.). — *J. Sci. indusrt. Res. C., India*, **149**, 11, 213-4, 1955.
- (30) KIKKAWA (H.). — *Adv. in Genetics*, **5**, 107-140, 1953.
- (31) KISHI (Y.). — *Bull. Fac. Text. Fib.*, Kyoto Univ., **1**, 3, 421-32, 1956.
- (32) KISHI (Y.). — *Bull. Fac. Text. Fib.*, Kyoto Univ., **1**, 3, 433-39, 1956.
- (33) KOIDE (F.), ITABASHI (H.) et SHIMURA (K.). — *J. Agric. Chim. Soc. Jap.*, **26**, 12, 607-11, 1953.
- (34) KOIDE (F.), ITABASHI (H.) et SHIMURA (K.). — *J. Agric. Chim. Soc. Jap.*, **26**, 12, 611-14, 1953.
- (35) KREMKY (J.). — *Rev. Ver à soie*, **9**, 5-6, 183-99, 1957.
- (36) LEPERON (L.). — Thèse, Paris, 1937.
- (37) MERCER (E. H.). — *Austr. J. Sci. Res.*, B, **5**, 3, 366-73, 1952.
- (38) NUNOME (J.). — *J. S. S. J.*, **23**, **1**, 1-8, 1954.
- (39) NUNOME (J.). — *J. S. S. J.*, **23**, **1**, 16-23, 1956.
- (40) NUNOME (J.). — *J. S. S. J.*, **25**, **1**, 24-28, 1956.
- (41) OGIWARA (K.) et INAGAKI (B.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **2**, 59, 1952.
- (42) OGIWARA (K.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **4**, 60-65, 1954.
- (43) ORLANDI (L.). — *Ann. Sperim. Agr.*, Rome, **8**, 6, 1881-86, 1954.
- (44) ORLANDI (L.). — *Ann. Sperim. Agr.*, Rome, **8**, 2, 369-75, 1954.
- (45) PIEPHO (H.). — *Z. Tierpsychol. Dtsch.*, **7**, 3, 424-34, 1950.
- (46) ROCHE (J.) et BERN (H. A.). — *C. R. Soc. Biol.*, **145**, 23-24, 1836-38, 1951.
- (47) SARLET (H.), DUCHATEAU (G.) et FLORKIN (M.). — *Arch. Intern. Physiol.*, **60**, 1, 126-27, 1952.

- (48) SATO (Y.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **1**, 101-8, 1951.
- (49) SCHENK (A.) et FRAISSE (R.). — *Bull. Inst. Text. Fr.*, **33**, 21-32, 1952.
- (50) SHIMURA (K.), KOIDE (F.), ITABASHI (H.) et FUKAI (H.). — *J. Biochem. Jap.*, **42**, 3, 285-94, 1955.
- (51) SHIMURA (K.), FUKAI (H.), SATO (J.) et SAEKI (R.). — *J. Biochem. Jap.*, **13**, 1, 101-2, 1956.
- (52) SPRINGHETTI (A.) et MERLI (G.). — *Symposia Genetica*, **2**, 3-12, 1956.
- (53) SPRINGHETTI (A.) et FAVA (A.). — *Symposia Genetica*, **5**, 268-78, 1957.
- (54) SPRINGHETTI (A.) et RABAGLIO (A.). — *Symposia Genetica*, **5**, 428-32, 1957.
- (55) UMEYA (Y.). — *Bull. Seric. Exper. Stat. Chosen*, **1**, 27-48, 1926.
- (56) WIEDBRAUCK (J.). — *Z. Tierpsychol. Dtsch.*, **12**, 176-202, 1955.
- (57) YOKOYAMA (T.). — *Bull. Seric. Exp. Stat.*, **13**, 5, 183-246, 1951.

CHAPITRE V

LES FONCTIONS DE REPRODUCTION

La reproduction du Ver à soie est une reproduction sexuée normale, c'est-à-dire qu'elle implique la participation d'individus des deux sexes : mâle et femelle. Chacun d'entre eux présente à l'état adulte des organes génitaux très différents dont nous allons d'abord décrire la formation. A l'intérieur des gonades se rassemblent les cellules germinales qui se transforment en gamètes ; nous étudierons donc ensuite la gamétogénèse. Ces gamètes sont des cellules particulières dont la fusion à la suite de la fécondation assure la formation d'un œuf. Cet œuf, après qu'il ait été le siège du développement embryonnaire, donnera naissance à un individu semblable à ses parents. Nous verrons donc, pour finir le chapitre, ces diverses étapes.

I. — L'origine et la formation des organes génitaux

Seize heures après la fécondation, la ségrégation des cellules germinales à partir de la bandelette germinative est perceptible. On observe en effet un groupe de cellules de grande taille au nombre d'une dizaine environ, caractérisées par un noyau plus clair que les autres (10). Deux heures plus tard, ces cellules germinales migrent en profondeur, sous la bandelette (59). Chez un embryon âgé de 24 heures, elles en sont complètement séparées et sont progressivement enveloppées par des cellules somatiques mésodermiques, qui formeront les crêtes génitales. A la formation du mésoderme, les cellules germinales occupent des positions échelonnées du 3^o au 9^o segment abdominal. De plus elles se répartissent de chaque côté du sillon neural.

Chez un embryon âgé de 66 heures, les crêtes génitales se séparent des sacs coelomiques et forment les gonades primitives. Quelques heures plus tard commence un tassement, une concentration longitudinale des cellules germinales vers l'avant. Il se forme ainsi dans la partie antérieure des crêtes une sorte de gourde allongée, dont la partie postérieure se prolonge par une partie non spécialisée de la crête qui donnera le conduit génital. A 78 h., la contraction du cordon génital le limite aux 7 et 8^e segments (60).

Par la suite, les gonades se divisent, aussi bien chez le mâle que chez la femelle, en quatre chambres indépendantes, qui s'appellent loges ou tubes spermatiques chez le mâle, ovarioles ou tubes ovariques chez la femelle. A la fin de la vie embryonnaire, et à l'éclosion de la larve, cette disposition est bien visible, et l'aspect des gonades est si voisin qu'il est bien difficile de séparer les deux sexes.

Au bout de quelques jours de développement larvaire (encore appelé post-embryonnaire), les gonades se différencient très nettement selon le sexe et leur évolution se poursuit de façon distincte.

Chez le mâle, les deux ébauches génitales situées de chaque côté du vaisseau dorsal dans le 8^e segment abdominal se présentent sous l'aspect de deux petits corps réniformes, dont la taille augmente progressivement de 0.1 à 2,5 mm à la maturité de la larve ; mais c'est seulement pendant la phase nymphale qu'un appareil génital fonctionnel se constitue. Les deux testicules n'augmentent alors guère de volume, mais les véritables canaux déférents se forment et se rejoignent après s'être élargis en vésicules séminales. Le canal commun ainsi réalisé ou canal éjaculateur présente des différenciations successives en *glande du spermatophore*, *glande blanche*, et *glande prostatique*. Du point de rencontre des canaux déférents, sont émis vers l'avant deux glandes accessoires en tubes (ou *glandes laiteuses*) qui sont accolées l'une à l'autre, sauf à leur extrémité distale où elles prennent le nom de *glandes pellucides*. Chez le *Bombyx mori*, les deux testicules restent absolument distincts tout au long du cycle de l'animal (cf. fig. 10).

Chez la femelle, les deux ébauches génitales qui ont une position comparable à celle du mâle ont l'aspect nettement différent de corps piriformes, dont le développement en volume au cours du stade larvaire restera plus limité que celui des ébauches mâles. De l'ordre du 1/10⁰ de mm à la naissance, elles atteignent moins de 2 mm à maturité de la chenille ; par contre dès le début de la phase nymphale, elles seront le siège d'un développement brutal et considérable.

Le bas des ovarioles fait éclater les capsules des ébauches ; les pédicelles s'allongent rapidement vers la partie postérieure de l'abdomen, guidés par les ligaments longs qui se raccourcissent et se creusent en oviductes ; ces oviductes pairs vont à la rencontre d'un conduit impair qui provient de l'organe de HEROLD et auxquels ils se soudent. Ce conduit se différencie en vestibule et vagin et permet le raccordement de l'appareil génital aux glandes accessoires, réceptacle séminal et bourse copulatrice, qui se sont développés à la partie postérieure de l'animal à partir de l'ébauche de HEROLD (99, 100).

Pendant ce temps dans la partie haute des ovarioles, l'ovogénèse dont nous reparlerons plus loin est entrée dans sa phase d'accroissement si bien que les tubes ovariques se sont allongés de façon démesurée (jusqu'à 8 cm !) et ont été contraints de se pelotonner à l'extrême. Les cellules-œufs restent cantonnées dans la partie haute des tubes jusqu'au moment de l'ovulation, qui se produit 2 à 3 jours avant l'éclosion du papillon, c'est-à-dire à un moment où les conduits génitaux sont terminés. Les cellules-œufs descendent alors simultanément le long des huit ovarioles jusqu'au vestibule (cf. fig. 9).

A la naissance du papillon, les ovaires du *Bombyx mori* se présentent donc sous la forme de deux paquets de quatre tubes ovariques enchevêtrés le long desquels se répartissent régulièrement l'ensemble des ovules prêts à être pondus.

II. — La gamétogenèse

A l'intérieur des gonades, les cellules germinales se sont rassemblées et multipliées, et subissent une évolution différente selon le sexe.

La spermatogenèse

Chez le mâle, dans chaque loge, on note une cellule apicale ou cellule de VERNON (98) autour de laquelle se disposent les spermatogonies ; on suppose que la cellule de VERNON est une spermatogonie spécialisée dans le rôle de trophocyte et assure la nutrition des spermatogonies qui l'entourent et lui sont reliées par des travées cytoplasmiques. On observe en fait deux couronnes de gonies autour de la cellule de VERNON et l'on suppose que la plus interne, la mieux nourrie, donnera les spermatogonies proprement dites tandis que la couronne la plus externe donnerait naissance aux petites cellules cystiques. Chaque spermatogonie primitive va en effet se multiplier pour donner un petit nombre pair de spermatogonies qui resteront groupées. Ce petit groupe, ou cyste, est précisément enveloppé par les cellules cystiques.

Après cette phase de multiplication qui s'effectue grâce à des mitoses normales, se déroulent les divisions de maturation (ou méiose), qui caractérisent l'évolution des cellules germinales. Ces divisions particulières, qui débutent chez le ver à soie au commencement du 5^e âge larvaire sont au nombre de deux et conduisent de façon tout à fait classique à des cellules dont le nombre de chromosomes est moitié du nombre normal. Chez le Ver à soie, où le nombre diploïde de chromosomes est de 56, les spermatocytes ne possèdent donc plus que 28 chromosomes (45, 46, 90). Mais les transformations ne s'arrêtent pas là. Ces spermatocytes qui étaient restés jusqu'alors des cellules d'aspect normal vont évoluer morphologiquement et donner d'abord des spermatides et enfin des spermatozoïdes, évolution qui se produit au cours de la vie nymphale. Ces spermatozoïdes sont des cellules extrêmement aberrantes, très allongées (0,7 mm) et réunies en faisceaux correspondant aux cystes (64, 65).

Le Ver à soie partage avec quelques rares animaux la particularité de former à côté des spermatozoïdes normaux (dits eupyrènes) des spermatozoïdes aberrants ou spermatozoïdes apyrènes dont on connaît fort mal l'origine et la destinée ; on pense qu'ils dégénèrent de façon précoce (56) ; ils sont plus fragiles que les spermatozoïdes normaux.

Quoiqu'il en soit, ce sont ces faisceaux de spermatozoïdes qui descendent dans les voies génitales mâles et seront introduits dans les voies génitales femelles au moment de la fécondation.

L'ovogenèse

Chez la femelle, on observe dans les tubes ovariques des phénomènes homologues à ceux notés dans les loges spermatiques, mais l'aspect morphologique est très différent.

Au sommet de chaque ovariole se trouve le germarium, où se multiplient les ovogonies ; celles-ci descendent le long des tubes ovariques en petits groupes et atteignent en même temps la prophase de la division de maturation. Chaque groupe est formé de 8 cellules issues d'une même oogonie grâce à 3 divisions. A ce moment se produit une différenciation parmi ces cellules : à l'intérieur de chaque groupe toutes les cellules s'engagent dans un processus de dégénérescence *sauf une*, qui deviendra la cellule œuf à laquelle les premières

serviront de cellules nutritives. Cette différenciation peut être repérée de façon précoce, car il y a multiplication du nucléole dans les cellules nourricières alors qu'il y a seulement augmentation de volume dans la cellule-œuf (22). Chez le Ver à soie il y a donc sept cellules nutritives pour une cellule-œuf. L'ensemble s'entoure d'une membrane faite de cellules folliculaires (d'origine ectodermique) qui sont d'abord très denses puis s'aplatissent de plus en plus (55).

En effet, à l'intérieur de chaque follicule, la cellule-œuf à l'avant, les cellules nutritives à l'arrière croissent rapidement, mais la première plus vite que les secondes dont elle finit d'ailleurs par absorber complètement le contenu. C'est la période d'accroissement qui comprend la vitellogenèse pendant laquelle la cellule-œuf accumule de grandes quantités de matières de réserves et devient de ce fait une cellule géante. C'est sous l'effet de cette croissance que les tubes ovariens se détendent, s'allongent et se replient donnant ainsi le maximum de place aux ovogonies. Le follicule augmente en effet de 1 000 fois le volume initial et l'ovocyte lui-même qui ne représente au début que le 1/6^e du volume du follicule l'occupe entièrement à la fin.

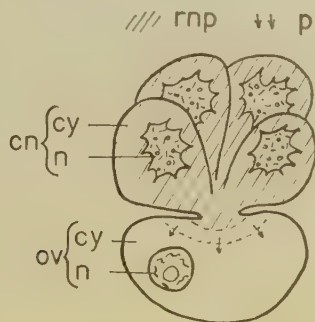


FIG. 13. — Les cellules nourricières et l'ovocyte chez le ver à soie. *cn*, cellules nourricières ; *ov*, ovocyte ; *n*, noyau ; *cy* cytoplasme ; *rnp*, ribonucléoprotéines ; *p*, protéines.

Cette période d'accroissement comprend en réalité *trois phases* (20) : la phase I correspond à un petit accroissement, jusqu'au stade pachytène et ne conduit pas à de grandes différences par rapport à la spermatogenèse ; la phase II, à partir du stade pachytène, est au contraire marquée par un grand accroissement de l'ovocyte et une synthèse de protéines cytoplasmiques et est caractérisée par l'activité dominante des cellules nourricières, qui ne commencent à dégénérer qu'à la fin de cette phase ; la phase III se distingue par l'accumulation de matières de réserves et par l'activité dominante des cellules folliculaires.

On peut suivre dans les principaux types de cellules intéressés le déroulement de ces phénomènes en observant les modifications cytologiques (21, 22).

Les cellules nourricières sont soumises à l'endopolyploïdie dont nous avons noté plus haut l'un des effets : la multiplication des nucléoles. Leur cytoplasme est à structure homogène, finement granulaire et intensément basophile (chargé d'ARN). La dégénérescence qui les conduira à disparaître, se révèle d'abord par une réduction du volume nucléaire, la disparition des nucléoles, la picnose de la chromatine et la chute de basophilie du cytoplasme (cf. fig. 13).

Dans les ovocytes, on distingue des masses de substances basophiles, provenant des cellules nourricières, et se diluant dans le cytoplasme acidophile ; le vitellus qui se forme en partie grâce à l'activité du follicule, comprend des

globules acidophiles de nature protéique, de petites sphères lipidiques et diverses granulations basophiles et acidophiles.

Les cellules folliculaires dont le cytoplasme est abondant et intensément basophile, constituent une assise régulière qui se met en place par déformation et multiplication des cellules. Mais lorsque la vitellogenèse proprement dite est commencée, on n'observe plus aucune multiplication.

Lorsque les cellules nutritives ont complètement dégénéré, les cellules folliculaires enveloppent complètement la cellule-œuf. C'est alors qu'elles secrètent le chorion avant de dégénérer elles-mêmes.

Quant aux phénomènes nucléaires, la cellule-œuf est toujours bloquée, pendant ce temps, à la prophase de la division de maturation ; elle n'atteindra la métaphase qu'après l'éclosion du papillon et s'y arrêtera en attendant la fécondation. Si cette dernière se produit, la méiose se terminera rapidement. Mais dans le cas de l'ovogenèse, la méiose se distingue nettement de celle qui intervient dans la spermatogenèse : elle est caractérisée par l'inégalité des divisions, qui conduit à la formation d'un œuf et de trois globules polaires ; ceux-ci sont théoriquement rejetés, mais nous verrons plus loin qu'ils ne peuvent l'être chez le Ver à soie.

Signalons enfin que les ovocytes peuvent dégénérer dans les tubes ovariens, ce que l'on contrôle aisément en notant que le nombre des œufs contenus dans la chrysalide est supérieur à celui des œufs pondus par le papillon. Le matériel nutritif correspondant semble être utilisé par le papillon. Les ovocytes en croissance, qui offrent un pH de 6,8 à 7,0 se distinguent des ovocytes en dégénérescence caractérisés par un pH de 5,2 à 6,0 (31).

Nous avons vu rapidement comment se formaient les gamètes mâles et femelles, voyons maintenant comment s'effectue la fécondation.

III. — La fécondation

I. — Les phénomènes normaux

La fécondation implique le déroulement de plusieurs phénomènes.

D'abord l'accouplement. Il s'effectue très peu de temps après l'éclosion des papillons. Il est plus facile lorsque le mâle est un peu plus âgé que la femelle. Le comportement des deux papillons de sexe opposé est caractéristique et a été maintes fois décrit (51, 70). La femelle pratiquement immobile relève l'extrémité de l'abdomen en faisant saillir les glandes odoriférantes. Le mâle est attiré et excité par les substances émises, qu'il perçoit par l'intermédiaire des antennes (13, 73, 82) ; il perçoit l'odeur de la papillonne jusqu'à 50 cm, odeur qui se transfère aux objets qui ont séjourné un certain temps avec la femelle. Les substances odoriférantes responsables ont été isolées et analysées (14, 27, 57, 74, 75).

Le mâle tourne ainsi autour de la femelle en battant des ailes ; et de l'extrémité de son abdomen cherche à accrocher les pièces génitales femelles. Dès qu'il y est arrivé, la copulation s'effectue sans difficulté. A ce moment, le rapide battement d'ailes qui animait le papillon mâle s'arrête brusquement et ne reprend que quelques instants plus tard, mais de façon fort différente par séries régulières d'une centaine de coups d'ailes. Cette agitation s'arrête au bout de quelques minutes, pour reprendre de temps à autre ; mais les papillons restent joints et peuvent le rester un jour ou deux, si on ne les dérange pas.

Le comportement sexuel est contrôlé par le cerveau. Mais le 9^e ganglion joue également un rôle important soit en liaison avec le cerveau pour l'oviposition, soit seul en ce qui concerne l'éjaculation du mâle et les mouvements du sperme vers la vésicule séminale (105).

On sait que l'accouplement a pour rôle de permettre aux spermatozoïdes de pénétrer dans les voies génitales femelles. Mais en réalité les mécanismes ne sont pas simples pour aboutir à la fécondation des œufs proprement dite.

En effet, chez le *Bombyx mori* le mâle a en fait injecté sa semence dans la poche copulatrice par un conduit autre que le vagin, dont l'orifice est un peu au dessous de ce dernier et qu'on appelle le *ductus bursae*. Les spermatozoïdes ne s'accumulent pas librement dans cette poche ; ils le font, pour une copulation donnée, à l'intérieur d'un *spermatophore* ; celui-ci a l'aspect d'une petite outre blanchâtre. Si plusieurs mâles sont accouplés successivement à une même femelle, on trouvera plusieurs spermatophores dans la poche copulatrice de la femelle.

Les spermatozoïdes quittent ensuite par leurs propres mouvements la poche copulatrice, empruntent le conduit séminal, traversent le vagin et rejoignent le réceptacle séminal par le canal tortueux. Au moment de la ponte, lorsque les œufs descendent des oviductes dans le vagin, quelques spermatozoïdes sont expulsés du réservoir séminal qui se contracte de façon réflexe au passage de chaque œuf, et descendent dans le vagin par l'autre lumière du canal tortueux (66).

Plusieurs spermatozoïdes entrent ainsi par le micropyle dans l'œuf qui sera pondu quelques secondes plus tard. Il y a en effet *polyspermie* chez le Ver à soie. Le degré de cette polyspermie est d'ailleurs variable, par exemple : dans les œufs issus de la première génération d'une race bivoltine, il est très faible, alors que dans ceux issus de la deuxième génération il atteint le niveau normal observé chez une race monovoltine.

Mais c'est seulement l'un de ces spermatozoïdes introduits dans l'œuf qui sera l'élément fécondant, c'est-à-dire dont le noyau s'unira au noyau de l'œuf environ deux heures après la ponte. Les autres spermatozoïdes dégénéreront non sans que leurs noyaux n'aient amorcé une division qui s'arrête à la métaphase (7) ; six heures après la ponte on n'en trouve plus trace, mais leur existence n'est pas sans importance.

L'activité des spermatozoïdes est fonction de la température : au-dessous de 5°C, il n'y a pas activation. Mais elle dépend aussi de la nature du cytoplasme fécondé ; on a précisément remarqué qu'à basse température, les fécondations hybrides réussissaient plus facilement qu'en race pure (94, 95).

Comme la fin de l'ovogenèse s'accomplit dans un œuf pondu et fécondé, on comprend que les globules polaires ne peuvent être rejetés ; ils ne sont parfois pas formés à proprement parler.

L'élimination d'un globule polaire est lié au voltinisme et à la polyspermie (8, 9). Dans les œufs sans diapause il y a peu ou pas polyspermie et il y a élimination d'un globule polaire. Dans les œufs à diapause, il y a polyspermie et pas d'élimination de globule polaire.

De toute façon les corps polaires sont en général digérés au même titre que les spermatozoïdes excédentaires. Mais deux noyaux polaires peuvent s'unir, et le noyau de fusion se diviser un certain nombre de fois ; ils semblent disparaître ensuite, alors que le blastoderme est par ailleurs déjà formé.

2. — Les modifications spontanées ou expérimentales

Normalement un mâle féconde une femelle et comme l'union dure jusqu'à la ponte, parfois même après (si on n'intervient pas dans le déroulement naturel des phénomènes), on peut dire qu'il y a pratiquement monogamie. Si l'on interrompt l'accouplement d'un mâle et d'une femelle, on s'aperçoit qu'il faut entre 1/2 h. et 3/4 h. pour qu'une fécondation effective ait eu lieu.

Mais il peut très bien y avoir polygamie. Expérimentalement, on peut accoupler une femelle successivement avec plusieurs mâles différents et inversement un mâle peut féconder effectivement une dizaine de femelles.

Cette possibilité a permis d'innombrables expériences, dites de fécondation hétérospérmiq,ue, à la suite desquelles on a étudié les caractères de la descendance. L'attention a d'abord porté sur la fréquence dans la descendance des caractères qualitatifs correspondant à deux pères différents (92), puis sur des modifications éventuelles de divers caractères quantitatifs (19, 23, 61, 71, 77) en relation avec leurs conséquences pratiques et en particulier avec le phénomène d'hétérosis (25).

Il est utile dans certaines expériences de pratiquer l'insémination artificielle (9, 84). L'injection du liquide spermatique se réalise simplement grâce à une pipette de verre effilée ; mais l'obtention de la semence est plus difficile ; on la prélève sur une femelle fécondée en ouvrant la bourse copulatrice et les spermatophores qu'elle contient.

S'il n'y a pas eu fécondation, la femelle pond quand même, mais le plus souvent de façon moins active. De plus les œufs pondus qui ne sont que des ovocytes, restent généralement bloqués à ce stade et ne donnent lieu à aucun développement ultérieur. Cependant dans certains cas, et en particulier dans les races bivoltines (39, 40), quelques œufs de femelle vierge sont capables de poursuivre leur évolution ; on dit qu'il y a *parthénogenèse*. On peut augmenter très sensiblement la fréquence des œufs parthénogénétiques dans une ponte de femelle vierge en traitant les œufs fraîchement pondus à l'eau chaude quelques minutes (3, 11, 12, 72). On obtient ainsi des cas de parthénogénèse artificielle. Les individus parthénogénétiques sont particulièrement fragiles ; beaucoup meurent à l'état d'embryon plus ou moins avancé.

L'aptitude naturelle à la parthénogénèse a été observée depuis longtemps (52, 53, 54) et la variabilité individuelle de ce phénomène bien étudiée (42). La régulation chromosomique qu'elle suppose, met sans doute en jeu plusieurs mécanismes : soit la fusion de deux noyaux fils au cours de la première division, soit celle de l'ovocyte avec un globule polaire, soit encore, la non-disjonction du couple d'hétérochromosomes (pour expliquer les cas de femelles d'origine parthénogénétique).

Enfin, l'intérêt pratique de la parthénogénèse a été souligné comme méthode rapide d'obtention de lignées pures (44).

Si l'on traite à l'eau chaude des œufs fécondés, on peut obtenir des cas de *mérogonie*.

Dans ce cas, le pronucleus femelle ne participe pas à la formation du noyau de l'œuf qui résulte de la fusion du noyau de spermatozoïdes (phénomène rendu possible par la polyspermie) (1, 2, 36). Les individus mâles ainsi obtenus étaient fertiles.

Une étude systématique a montré que le maximum d'œufs mérogoniques (29, 3 p. 100) était cependant obtenu lorsque le traitement était double : irra-

diation des chrysalides aux rayons X, puis trempage des œufs 20 minutes dans l'eau chaude à 45°C. Le traitement des œufs à l'air sec (40 minutes à 40°C) ne donne que 15,2 p. 100 de cas, le traitement au radium puis à l'eau chaude (20 minutes à 40°C) seulement 12 p. 100, et la centrifugation (3 minutes à 2 000 t/min.) seulement 1,7 p. 100 (81). Il y a aussi lieu de souligner que le blastoderme d'œufs mérogoniques présente des irrégularités ou des lenteurs dans sa formation.

D'autre part, un important ensemble de recherches sur l'androgénèse dispermique a été réalisé (5, 6, 67) dans le but d'éclairer le problème des relations entre noyau et cytoplasme. On peut en effet obtenir une androgénèse hybride, c'est-à-dire par exemple un œuf dont le cytoplasme est celui de *Theophila mandarina* et dont le nucleus résulte de la fusion de deux spermatozoïdes de *Bombyx mori*. De tels individus, de même que leur descendance (par back-cross avec des femelles de *B. mori*), semblent bien conformes au type paternel.

Il arrive également qu'une fertilisation anormale conduise spontanément ou artificiellement à des cas de mosaïque (32, 83), c'est-à-dire que les deux moitiés d'un individu n'ont pas la même origine : par exemple à côté du noyau normal de fécondation le second globule polaire peut être retenu et fertilisé par un spermatozoïde excédentaire, ou encore peut s'unir à l'un des autres globules polaires ; ou bien enfin, deux noyaux de spermatozoïdes peuvent fusionner et participer au développement, ce qui conduit à un cas de mérogonie dispermique.

Certaines mosaïques peuvent correspondre à des gynandromorphes (26), dans d'autres cas à des chimères di-et tétraploïdes (43). Dans le 1^o cas, l'origine des deux noyaux de l'œuf a été discutée (24).

C'est encore par le traitement précoce des œufs qu'on obtient d'autres phénomènes particulièrement intéressants comme la *polyplœidie*. Un individu polyplœïde est un individu dont la garniture chromosomique des cellules est plus de deux fois la garniture normale d'un gamète, la diploïdie étant la structure ordinaire de la plupart des cellules de l'organisme (au moins à la naissance). Chez le Ver à soie, le traitement des œufs par la colchicine, la chaleur ou la centrifugation ainsi que la parthénogénèse artificielle (4, 38) conduit à l'obtention d'œufs, puis d'embryons et de chenilles polyplœïdes. La reproduction ultérieure des adultes est possible, au moins chez les tétraploïdes (33, 34, 35, 37).

Disons d'ailleurs dès maintenant qu'on avait espéré de la polyplœidie une amélioration de certaines qualités pratiques du Ver à soie. Malheureusement il n'en a rien été, car si la polyplœidie a entraîné une augmentation de la taille des cellules, elle s'est accompagnée d'une diminution du nombre des cellules si bien que la taille de l'animal n'a pas été modifiée (47).

IV. — La ponte

Bien que chez *Bombyx mori* le chevauchement de l'ovogénèse, de la fécondation et de la ponte conduit à ne pouvoir séparer complètement les trois phénomènes dans un exposé chronologique, nous terminerons cependant par la ponte.

Après l'ovulation, les œufs sont prêts à être pondus. Autrement dit, la totalité de la ponte est formée avant l'éclosion du papillon et n'est donc pas influencée par la vie de ce dernier, qui d'ailleurs ne se nourrit pas.

1. — Le comportement de ponte

Avant de déposer chaque œuf, la femelle tâte de l'extrémité de son abdomen le support. Si elle n'est pas dérangée, ni limitée par la place, elle dépose un œuf l'un près de l'autre, jamais l'un au-dessus de l'autre, et généralement en petites séries linéaires. Si la surface proposée à la femelle présente une discontinuité, une rainure par exemple, la papillonne pondra de préférence le long de cette irrégularité à laquelle son thigmotactisme est sensible.

La femelle pond pendant plusieurs jours, plus ou moins rapidement selon les races et les conditions extérieures. Elle suit de plus un rythme nycthéral bien marqué : la ponte s'effectue la nuit.

Une femelle vierge dépose ses œufs mais de façon beaucoup plus lente qu'une femelle fécondée.

2. — Les caractéristiques de la ponte

Les œufs pondus sont jaunes, d'ailleurs plus ou moins foncés selon les races ; ils collent au support grâce au vernis des glandes muqueuses dont ils ont été enduits à leur passage dans le vagin ; cependant dans certaines races, ces glandes ne fonctionnent pas et les œufs ne sont pas adhérents.

Au point de vue quantitatif, la ponte peut être caractérisée par plusieurs mesures. Le nombre d'œufs peut atteindre 800, le poids total de la ponte peut lui-même dépasser 600 mg et le poids moyen d'un œuf dont le déterminisme dépend de la race et des conditions du milieu peut varier de 0,5 à 0,9 mg, mais s'éloigne généralement assez peu de 0,7 mg.

D'étroites corrélations existent entre la taille et le poids de l'œuf, entre le nombre et le poids des œufs pondus et le poids de la chrysalide femelle (15). Cependant, chaque race a ses caractéristiques propres et la fécondité relative (poids de la ponte rapportée au poids de la chrysalide par exemple) varie dans une large mesure (du $1/10^0$ au $1/4$) ; les races relativement les plus fécondes sont les races bivoltines et les races à 3 mues (41).

Le déterminisme de la ponte n'est pas encore bien connu. Cependant on a mis en évidence (63) que l'ablation du 1^{er} ganglion bloquait la ponte et celle du 2^e ganglion la gênait. La même ablation chez la chrysalide conduit à des papillons qui pondent des œufs en beaucoup plus petit nombre que chez les témoins, mais bien plus cependant que si l'opération avait porté sur les papillons.

D'autre part, pendant la ponte, les tubes ovariens sont soumis à un péristaltisme influencé par la présence de certains ions (50), en particulier le calcium.

Tous les œufs pondus ne sont pas nécessairement fécondés, et l'on s'en aperçoit rapidement, car leur évolution ultérieure est visiblement différente. Ceci nous conduit à aborder la dernière question de ce chapitre ; le développement embryonnaire.

V. — Le développement embryonnaire

Tous les œufs pondus sont jaunes, mais très rapidement on voit leur couleur se modifier, virer à l'orangé, au rouge vineux, enfin au gris lilas qui est atteint au bout de 5 jours environ. Parfois quelques œufs restent jaunes ; ce sont précisément les œufs non fécondés.

Le changement de couleur des œufs fécondés est lié au développement de la séreuse, dont nous verrons plus loin l'origine, et à la formation de pigments mélaniques dans ses cellules.

I. — Morphologie

L'œuf de Ver à soie est un gros œuf. C'est une cellule de 1,5 mm de long. Il est chargé de réserves qui sont constituées essentiellement de matières grasses et de glucoprotéines, et qui forment le vitellus.

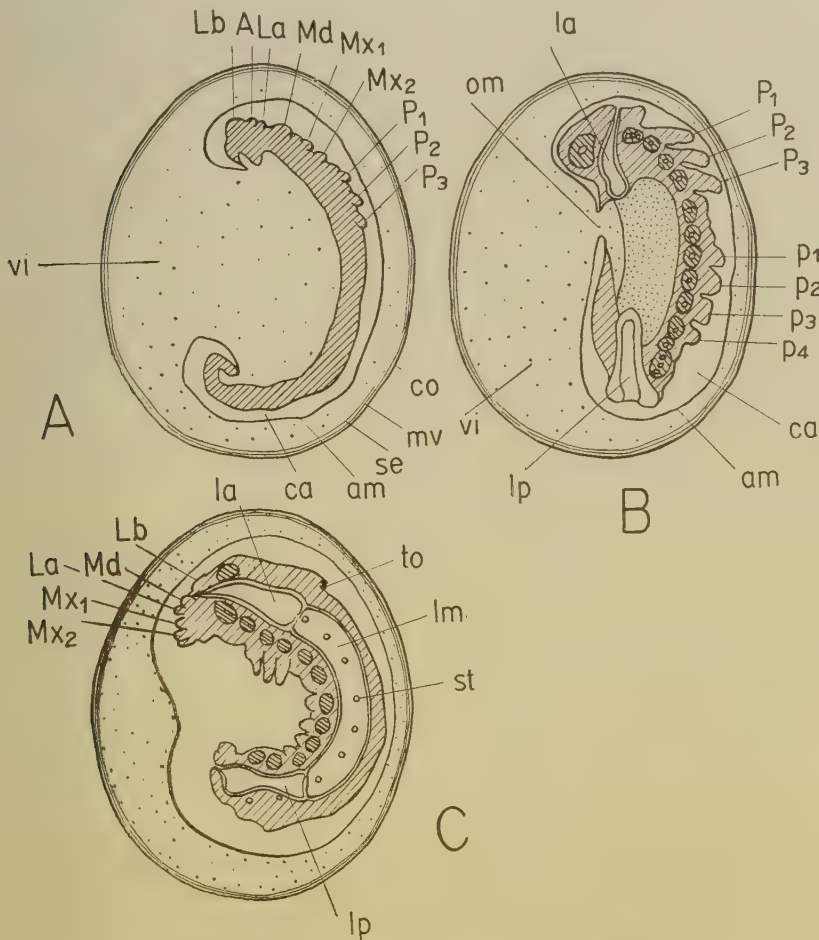


FIG. 14. — Les étapes du développement embryonnaire.

co, coque ; mv, membrane vitelline ; se, séreuse ; am, amnios ; ca, cavité amniotique ; vi, vitellus ; P₁, P₂, P₃, pattes thoraciques ; p₁ à p₅, pattes abdominales ; mx₁, mx₂, maxilles ; md, mandibule ; la, labre ; lb, labium ; an, antenne ; la, intestin antérieur ; lp, intestin postérieur ; lm, intestin moyen ; om, ombilic ; to, trou ombilical ; st, stigmate. — A. — après 6 jours d'incubation. — B. — après 12 jours d'incubation. — C. — après 14 jours d'incubation.

D'après les principaux auteurs qui ont étudié le développement embryonnaire du Ver à soie (28, 29, 30, 85, 86, 87, 88, 96, 97), on peut résumer comme suit le déroulement des phénomènes. (cf. fig. 14).

Immédiatement après sa formation par fusion des deux pronuclei mâle et femelle, le noyau de l'œuf se divise activement ; 16 h après la fécondation, il y a un demi millier de noyaux fils ; ces noyaux migrent vers la périphérie où ils forment une couche de cellules : le *blastoderme* ; quelques-uns d'entre eux restent cependant épars dans le vitellus où ils participent à la constitution des cellules vitellines.

Les cellules vitellines d'abord grandes et multinucléées se régularisent au cours des premières divisions et deviennent pour la plupart mononucléées (70). Les variations qu'elles subissent soulignent que ce sont des unités bien vivantes, capables de se mouvoir, de se grouper ou de se dissocier. Les observations *in vitro* (cultures en gouttes pendantes) ont été complétées *in vivo* : les mouvements des cellules vitellines commencent 40 h après la ponte et durent environ une semaine chez des œufs à diapause ; ils reprennent quelques jours lorsque le développement embryonnaire se poursuit au printemps suivant. Dans les œufs sans diapause, les mouvements des cellules vitellines durent peu de temps (souvent moins d'un jour) et ne se reproduisent plus (80).

Puis une grande partie des cellules blastodermiques se rassemblent dans la région ventrale et forment une plage longitudinale épaissie appelée *bandelette germinative*. D'autres cellules du blastoderme servent à constituer les enveloppes protectrices : la *séreuse* et l'*amnios*.

Dans la partie médiane de la bandelette, les cellules s'enfoncent vers l'intérieur, formant une deuxième couche de cellules, appelée *mésoderme*. C'est la gastrulation. Puis une sorte d'invagination marque à l'avant et à l'arrière de la bandelette l'emplacement du *stomodeum* et du *proctodeum*, c'est-à-dire des parties antérieure et postérieure du tube digestif. Entre les deux se constitue une nouvelle couche de cellules : l'*endoderme*. La bandelette germinative comprend maintenant les trois couches primordiales à partir desquelles se formeront tous les organes. De chaque côté de la bandelette, l'ectoderme gagne peu à peu et les deux bords se refermeront bientôt le long de la ligne dorsale.

A partir de ce moment, l'animal prend forme et l'on suit facilement les étapes du développement et en particulier l'apparition des appendices, pièces buccales, vraies pattes et fausses pattes.

Ensuite apparaissent les stigmates. Puis quand la résorption du vitellus est déjà assez avancée, l'embryon se retourne face pour face, c'est-à-dire que sa face ventrale qui était orientée vers l'extérieur devient interne. Ce retournement est précédé et accompagné de transformations importantes ; de nombreux organes s'achèvent et en particulier l'intestin moyen, qui était resté largement ouvert vers le vitellus par un ombilic dorsal, oblitère celui-ci et se raccorde par ailleurs avec les intestins antérieur et postérieur. L'embryon commence à se nourrir par la bouche, d'abord des restes du vitellus, puis des enveloppes et en particulier de la séreuse, ce qui se traduit extérieurement par un changement de couleur : c'est la phase du blanchiment des œufs, deux ou trois jours avant l'éclosion.

La pigmentation de l'embryon apparaît en effet au cours des trois derniers jours de son développement ; elle commence par les mandibules, puis la tête, enfin le reste du corps le jour qui précède l'éclosion.

Puis l'air pénètre dans les trachées, la petite larve se couvre de poils et s'attaque enfin à la coque elle-même au niveau du micropyle, elle sort la tête la première par l'ouverture ainsi pratiquée. C'est l'éclosion.

2. — Physiologie

Il y a lieu de rappeler d'abord un phénomène important : la diapause qui se situe au stade de la bandelette germinative et interrompt le développement embryonnaire pendant plusieurs mois. Le moment exact de cet arrêt varie d'ailleurs légèrement selon les individus, les races, etc... (89, 90, 93) ; mais après la reprise du développement, ces différences s'effacent progressivement et les éclosions sont groupées.

Certains phénomènes globaux qui accompagnent le développement embryonnaire sont connus depuis longtemps : la perte de poids qui atteint 20 p. 100 est due à la transpiration qui devient très active au début et à la fin du développement, la période de diapause étant caractérisée par une activité 20 fois plus faible. Les œufs dégagent également de la chaleur, suffisamment pour que pratiquement il soit nécessaire de ne pas les entasser sur une trop grande épaisseur pendant l'incubation. La diminution de certains indices (pression osmotique, conductivité électrique, viscosité, etc...) en cours d'incubation sont sans doute à mettre en relation avec la phase de retournement de l'embryon (103).

D'autres transformations biochimiques se produisent dont la mise en évidence plus difficile est en cours actuellement. D'une part si la composition centésimale en divers éléments reste approximativement constante, la forme sous laquelle ils se trouvent évolue constamment au cours du développement. Non seulement les réserves lipidiques sont transformées en glucides et protides, mais la forme change à l'intérieur même d'une de ces catégories de substances ; par exemple, la fraction soluble des protéines augmente, la teneur en certains acides reste constante (arginine, histidine, cystine), pour d'autres elle se modifie (lysine) (68, 69), la teneur en glycogène diminue (62) et ce dernier se transforme en sorbitol et glycérol (17, 18), la réaction inverse se produisant une fois la diapause éliminée ; les composés phosphorés (16) ont été suivis tout le long du développement embryonnaire (diapause comprise) ; on note surtout une diminution du P acido-soluble et un accroissement du P nucléique et lipidique ; le catabolisme azoté conduit à l'accumulation d'acide urique (58) et ne semble pas sans rapport avec celle de la riboflavine (donc de sa synthèse) (104).

D'autre part et parallèlement, les systèmes enzymatiques se modifient eux aussi. Ainsi les variations d'activité de la cytochrome oxydase sont en relation avec l'existence de la diapause (49). Celles d'une phosphorylase (76) montrent le rôle actif qu'elle joue dans le métabolisme du glycogène.

Une autre façon de mettre en évidence les modifications physiologiques qui surviennent au cours du développement embryonnaire consiste à employer la technique de culture des embryons *in vitro*. Elle a permis de dissocier dans une certaine mesure les propriétés de l'embryon et du vitellus en relation avec la diapause (78). Ainsi des embryons sans diapause peuvent être cultivés au-delà de la formation des appendices avec un extrait d'œufs sans diapause, tandis que des embryons en diapause d'environ 30 jours sont incapables à croître dans le même extrait ; mais des embryons à diapause de 1 jour ou 2 gardent l'aptitude à se développer *in vitro* aussi bien que ceux sans diapause ; l'extrait d'œufs à diapause de 1 ou 2 jours présente à peu près la même valeur nutritive sur des cultures *in vitro* que celui des œufs sans diapause, tandis que l'extrait perd de sa valeur nutritive avec l'âge des œufs ; fait remarquable, le vitellus des œufs à diapause maintenu constamment à 25°C. peut recouvrir après envi-

ron 150 jours son pouvoir nutritif, qui avait baissé avec la diapause, et ceci, semble-t-il sans rapport avec la diapause des embryons ; on noterait parallèlement de minimes changements morphologiques dans les cellules vitellines.

3. — Embryologie causale

Chez le Ver à soie, comme chez bien d'autres animaux et chez quelques insectes, on a cherché expérimentalement à préciser les mécanismes et les facteurs physico-chimiques qui président à la segmentation et à la différenciation des tissus.

Si l'embryogénèse se développe à partir d'une cellule unique, cette cellule est énorme, hétérogène et ses divers territoires ne paraissent pas équivalents. Ainsi au stade de la formation du blastoderme, on a pu dresser une carte des localisations des futures ébauches, telle que nous la présentons à la fig. 15. Cette carte indique également la position de la région où se différencient les cellules germinales (48, 59, 60).

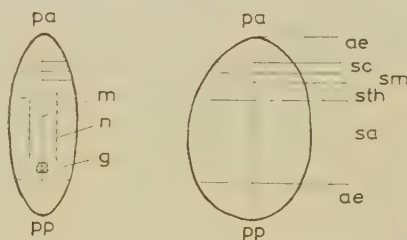


FIG. 15. — Localisation des ébauches embryonnaires dans l'œuf.

pa, pôle antérieur ; pp, pôle postérieur ; m, région mésodermique ; n, crête neurale ; g, région génitale ; ae, aire extraembryonnaire ; sa, segments abdominaux ; st, segments thoraciques ; sm, segments maxillaire et mandibulaire ; sc, segment céphalique.

D'autre part, en suivant ultérieurement l'évolution détaillée des trois feuilletts primordiaux, on peut observer la différenciation progressive des tissus et découvrir ainsi l'origine de la plupart des organes.

L'ectoderme donne d'abord les téguments avec ses formations chitineuses et ses organes sensoriels, l'intestin antérieur et postérieur, les tubes de MALPIGHI, les trachées et les glandes séricigènes, salivaires, etc... L'ectoderme conduit également au système nerveux, qui se forme à partir de deux crêtes longitudinales par un processus assez complexe sur lequel nous n'insisterons pas. L'ectoderme donne peut-être aussi naissance à la glande prothoracique (101).

Tandis que l'intestin moyen dérive évidemment de l'endoderme, les muscles, le corps adipeux, le vaisseau dorsal et le sang proviennent du mésoderme. Le mésoderme enveloppe aussi, comme nous l'avons vu, les cellules germinales à l'intérieur d'organes qui forment les gonades.

Avec ces dernières notions sur le développement embryonnaire, nous terminons l'examen des phénomènes de la reproduction et finissons en même temps l'étude du cycle de développement. Dans ces conditions nous sommes prêts à observer les variations qui atteignent tous ces phénomènes, à déterminer dans quelle mesure celles-ci sont héréditaires, et à retenir les raisons que les connaissances génétiques nous donnent de l'existence chez un individu de tel ou tel phénomène physiologique.

RÉFÉRENCES DU CHAPITRE V

- (1) ASTAUROV (B. L.). — *Bull. Vses. Akad. Selsk. Nauk im. Lenina*, **18**, 1936.
- (2) ASTAUROV (B. L.). — *Biol. Zhur.*, **6**, 1-50, 1937.
- (3) ASTAUROV (B. L.). — *Dokl. Akad. Nauk., S. S. S. R.*, **59**, 5, 1029-32, 1947.
- (4) ASTAUROV (B. L.). — *Dokl. Akad. Nauk., S. S. S. R.*, **61**, 2, 411-4, 1948.
- (5) ASTAUROV (B. L.). et OSTRIAKOVA-VARSHAVER (V. P.). — *Izv. Akad. Nauk. S. S. S. R., Biol. Ser.*, **2**, 154-175, 1957.
- (6) ASTAUROV (B. L.) et OSTRIAKOVA-VARSHAVER (V. P.). — *J. Embryol. Exp. Morph.*, **5**, 4, 449-462, 1957.
- (7) BATAILLON (E.) et TCHOU SU. — *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **186**, 6, 338-340, 1928.
- (8) BATAILLON (E.) et TCHOU SU. — *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **193**, 9, 380-383, 1931.
- (9) BATAILLON (E.) et TCHOU SU. — *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **193**, 10, 415-417, 1931.
- (10) BEER (S.). — *Boll. Zool. Agr. Bachic. Milano*, **3**, 1, 79-149, 1930-31.
- (11) BIANCHI (R.). — *Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim.*, **16**, 56, 280-283, 1941.
- (12) BIANCHI (R.). — *Boll. Zool. Ital.*, **14**, 83-6, 1943.
- (13) BOISTEL (J.) et CORABIEUF (E.). — *C. R. Soc. Biol.*, **147**, 13-14, 1172, 1957.
- (14) BUTENANDT (A.), KARLSON (P.) et ZILLIG (W.). — *Hoppe Seyler's Z. f. Physiol. Chem.*, **288**, 279-83, 1951.
- (15) CHEN (S. Y.). — *Actes du VII^e Cong. Seric. Intern.* Alès, 1948.
- (16) CHINO (H.). — *Embryologia (Jap.)*, **3**, 2, 167-86, 1956.
- (17) CHINO (H.). — *Nature*, **180**, 4586, 606, 1957.
- (18) CHINO (H.). — *J. Ins. Physiol.*, **2**, 1, 1-12, 1958.
- (19) CHZHU (S. I.). — *Izv. Akad. Nauk., S. S. S. R., Ser. biol.*, **5**, 55-62, 1953.
- (20) COLOMBO (G.). — *Boll. Zool.*, **23**, 2, 279-288, 1956.
- (21) COLOMBO (G.). — *Arch. Zool. Ital.*, **42**, 309-47, 1957.
- (22) COLOMBO (G.). — *Att. Acad. Naz. Lincei.*, **22**, 64-71, 1957.
- (23) DJALILOV (S. Z.). — *Agrobiologia*, **1**, 147-8, 1950.
- (24) EMERSON (S.). — *Cytologia, Jap.*, **19**, 2-3, 144-151, 1954.
- (25) GAMO (T.). — *Res. Rep. of the Fac. Text. and Seric. Shinshu Univ.*, **5**, 36-44, 1955.
- (26) GOLDSCHMIDT (R.) et KATSUKI (K.). — *Biol. Zbl.*, **51**, 58-74, 1931.
- (27) GOTZ (B.). — *Experientia*, **7**, 11, 406-18, 1951.
- (28) GRANDORI (R.). — *Ann. R. Staz. Bac.*, Padova, 41, 1931.
- (29) GRANDORI (R.). — *Boll. R. Ist. Sup. Agrar. di Milano*, **1**, 195-237, 1928-29.
- (30) GRANDORI (R.). — *Boll. R. Ist. Sup. Agrar. di Milano*, **3**, 2, 43-128, 1930-31.
- (31) HASEGAWA (K.). — *Bull. Seric. Exp. Sta.*, **12**, 5, 481-91, 1947.
- (32) HASHIMOTO (H.). — *Bull. Imp. Seric. Exp. Sta.*, **8**, 455-464, 1934.
- (33) HASIMOTO (H.). — *Bull. Imp. Seric. Exp. Sta.*, **8**, 359-81, 1933.
- (34) HASIMOTO (H.). — *Bull. Imp. Seric. Exp. Sta.*, **8**, 505-14, 1934.
- (35) HASIMOTO (H.). — *Bull. Imp. Seric. Exp. Sta.*, **8**, 515-23, 1934.
- (36) HASIMOTO (H.). — *Bull. Imp. Seric. Exp. Sta.*, **8**, 455-64, 1934.
- (37) HASIMOTO (H.). — *Bull. Imp. Seric. Exp. Sta.*, **10**, 365-71, 1941.
- (38) HASIMOTO (H.). — *J. S. S. J.*, **22**, 5, 205-210, 1953.
- (39) JUCCI (C.). — *Rend. Acad. Lincei*, **33**, (5), 10, 345-348, 1924.
- (40) JUCCI (C.). — *Rend. Acad. Lincei*, **33**, (5), 10, 435-437, 1924.
- (41) JUCCI (C.). — *Ann. R. Ist. Sup. Agr. di Portici (ser. 3)*, **1**, 42-56, 1926.

- (42) JUCCI (C.). — *Boll. Soc. Natur. Napoli*, **40**, 88-94, 1928.
- (43) JUCCI (C.). — *Actes du VII^e Congr. Seric. Intern.*, Alès, 1948.
- (44) JUCCI (C.). — *Rend. Istit. Lomb. Sci. e Lett.*, **84**, 2, 1-7, 1951.
- (45) KATSUKI (K.). — *Bull. Seric. Exp. Sta. Jap.*, **1**, 151-202, 1918.
- (46) KAWAGUCHI (E.). — *Zeits. f. Zellf. u. mikr. Anat.*, **7**, 4, 519-52, 1928.
- (47) KAWAGUCHI (E.). — *J. S. S. J.*, **8**, 121-26, 1937.
- (48) KAWAGUCHI (E.) et MIYA (K.). — *Jap. J. Genet.*, **19**, 133-4, 1943.
- (49) KAWASE (S.). — *J. S. S. J.*, **23**, 5, 296-98, 1954.
- (50) KAWASE (S.). — *J. S. S. J.*, **25**, 5, 322-26, 1956.
- (51) KELLOG (V. L.). — *Biol. Bull.*, **12**, 152-4, 1907.
- (52) LECAILLON (A.). — *C. R. Acad. Sc. Fr.*, **162**, 6, 234-6, 1916.
- (53) LECAILLON (A.). — *C. R. Acad. Sc. Fr.*, **162**, 5, 192-4, 1917.
- (54) LECAILLON (A.). — *C. R. Acad. Sc. Fr.*, **166**, 4, 180-1, 1918.
- (55) MACHIDA (J.). — *J. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo*, **7**, 283-353, 1926.
- (56) MACHIDA (J.). — *Zeits. f. Zellf. u. mikros. Anat.*, **9**, 466, 1929.
- (57) MAKINO (K.), SATOH (K.) et INAGAMI (K.). — *Biochim. biophys. acta*, Pays Bas, **19**, 2, 394-5, 1956.
- (58) MANUNTA (C.). — *Rend. Accad. Naz. dei Lincei*, **20**, 7-8, 1934.
- (59) MIYA (K.). — *Jap. J. Genet.*, **27**, 1-2, 48-55, 1952.
- (60) MIYA (K.). — *Iwate U. Fac. Agr. J.*, **2**, 239-44, 1955.
- (61) MOUKSINOV (M. K.) et SEMIHOVOSTOVA (L. P.). — *Agrobiologia*, SSSR, **1**, 148-9, 1950.
- (62) MOULINIER (Cl.). — *C. R. Soc. Biol.*, **150**, 7, 1402-3, 1956.
- (63) NISHIMURA (K.) et YAMAZAKI (H.). — *J. S. S. J.*, **27**, 1, 1-4, 1958.
- (64) OMURA (S.). — *J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ.*, **38**, 2, 150-81, 1936.
- (65) OMURA (S.). — *J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ.*, **40**, 3, 129-10, 1938.
- (66) OMURA (S.). — *J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ.*, **40**, 3, 111-28, 1938.
- (67) OSTRIAKOVA-VARSHAVER (V. P.). — *Dokl. Akad. Nauk., S. S. S. R.*, **83**, 6, 921-4, 1952.
- (68) RICCI (G.). — *Arch. Sci. Biol. Ital.*, **36**, 4, 376-94, 1952.
- (69) RICCI (G.). — *Arch. Sci. Biol. Ital.*, **38**, 1, 89-95, 1954.
- (70) ROSTAND (J.). — *La Revue Scientifique*, 80^oA., **6**, 281, 1942.
- (71) SARKISSIAN (S. M.). — *Zhur. Obshch. Biol.*, **13**, 311-18, 1952.
- (72) SATO (H.). — *Biol. Zbl.*, **51**, 6-7, 382-94, 1931.
- (73) SCHNEIDER (D.) et HECKER (E.). — *Z. Naturforsch., B, Dtsch.*, **11**, 3, 121-4, 1956.
- (74) SCHNEIDER (D.). — *Experientia*, **13**, 2, 89-90, 1957.
- (75) SENGUN (A.). — *Istanbul U. fen Fakul. Haemnari Ler. B., Tabiiî Ilimber*, **19**, 281-96, 1954.
- (76) SHIGEMATSU (H.). — *J. S. S. J.*, **25**, 1, 49-53, 1956.
- (77) SI (Ch.). — *Dokl. Akad. Nauk. S. S. S. R., Biol.*, **5**, 54-62, 1953.
- (78) TAKAMI (T.). — *Bull. Seric. Exper. Stat.*, **14**, 12, 577-94, 1957.
- (79) TAKAMI (T.). — *Cytologia, Jap.*, **19**, 4, 299-305, 1954.
- (80) TAKAMI (T.). — *Science*, **119**, 3083, 161-2, 1954.
- (81) TANAKA (S.), OI (S.) et SATO (H.). — *Res. Rep. Fac. Text. and Seric. Shinshu Univ.*, **5**, 63-67, 1955.
- (82) TAKIRAWA (Y.). — *Mem. Fac. Agric. Tohoku*, **1**, 1, 29-33, 1952.
- (83) TAZIMA (Y.). — *Jap. J. Genet.*, **15**, 111-117, 1939.
- (84) TEODORO (G.). — *La Seta*, **44**, 4, 1938.
- (85) TICHOMIROFF (A.). — *Labo d'Etudes Soies*, **93**, 156, 1891.
- (86) TIRELLI (M.). — *Ann. R. Staz. Bac. Sperim.*, **48**, 3-12, 1936.
- (87) TIRELLI (M.). — *Ann. R. Staz. Bac. Sperim.*, **48**, 13-83, 1936.
- (88) TIRELLI (M.). — *Ann. R. Staz. Bac. Sperim.*, **48**, 85-102, 1936.
- (89) TONON (A.). — *Ann. R. Staz. Bac. Padova*, **44**, 461-467, 1925.
- (90) TONON (A.). — *Ann. R. Staz. Bac. Padova*, **46**, 65-67, 1931.
- (91) TOYAMA (K.). — *Bull. Agric. Coll. Tokyo Imp. Univ.*, **2**, 125-157, 1894.
- (92) TOYAMA (K.). — *Bull. Agric. Coll. Tokyo Imp. Univ.*, **7**, 2, 1906.

- (93) UMEYA (Y.). — *Bull. Serc. Exper. Sta.*, **12**, 4, 393-480, 1946.
- (94) UMEYA (Y.). — *Jap. J. Genet.*, **30**, 3, 133-8, 1955.
- (95) UMEYA (Y.). — *Cytologia Jap.*, **20**, 3, 267-72, 1955.
- (96) VANEY (C.) et CONTE (A.). — *Labo. Etudes de la Soie*, 127-52, 1911.
- (97) VANEY (C.) et CONTE (A.). — *Labo. Etudes de la Soie*, 61-63, 1911-18.
- (98) VERNON (E.). — *Publ. Anat. d. Staz. Bac.*, **3**, 25 p., 1889. In Vernon : « Il filugello », 542 p., Milano, 1917.
- (99) VERNON (E.) et BISSON (E.). — *Publ. R. Staz. Bacol. Padova*, **8**, 1895, (Ibid.).
- (100) VERNON (E.) et BISSON (E.). — *Publ. R. Staz. Bacol. Padova*, **9**, 47 p., 1896. (Ibid.).
- (101) WADA (S.). — *J. S. S. J.*, **24**, 2, 114-117, 1955.
- (102) WONG (W. S.) et LI (H. H.). — *Lignan Sci. J.*, **13**, 475-85, 1934.
- (103) YAMAGUCHI (S.). — *Res. Rep. Fac. Tex. and Seric. Shinshu Univ.*, **1**, 12-20, 1951.
- (104) YAMAGUCHI (S.), SHIMIZU (J.) et NISIZAWA (K.). — *Res. Rep. Fac. Text. Seric.*, Shinshu Univ., **3**, 40-43, 1953.
- (105) YAMAZAKI (H.). — *J. S. S. J.*, **23**, 6, 357-65, 1954.

CHAPITRE VI

PHYSIOLOGIE ET GÉNÉTIQUE

Le Ver à soie est avec le maïs l'un des rares êtres vivants qui ait un intérêt économique et sur lequel on ait réalisé des travaux considérables sur les problèmes d'hérédité. Dans ce domaine, on a travaillé autant sur le Ver à soie que sur la Drosophile ; cependant les résultats sont infiniment moins connus du grand public que ceux obtenus sur la mouche du vinaigre. Cela tient en grande partie au fait que les chercheurs japonais responsables des plus grands progrès de nos connaissances en génétique du Ver à soie écrivent une langue peu accessible, et aussi aux difficultés d'élevage du Ver à soie qui est resté par suite mal connu dans de nombreux pays d'Europe du Nord, Amérique du Nord, Afrique. Et pourtant c'est chez le Ver à soie qu'on a précisé des phénomènes de la plus grande importance comme l'hérédité maternelle, l'hétérosis, etc...

L'étude de l'hérédité n'est possible, n'a de sens même que s'il existe une variabilité. C'est parce qu'il y a des Vers à soie blancs, rayés, des cocons jaunes, blancs ou verts qu'il a été possible de chercher à savoir comment s'héritait la couleur de la soie ou de la peau des chenilles. Notre première tâche consista donc à donner une idée de cette variabilité. Ensuite nous préciserons sur quelques exemples les principales modalités rencontrées dans l'hérédité chez le Ver à soie. Enfin, nous aborderons les problèmes de sélection. C'est qu'en effet, en dehors de la curiosité qui a poussé l'homme à améliorer ses connaissances dans ce domaine, les nécessités économiques l'ont conduit à vouloir modifier volontairement l'animal dont il se servait dans un sens utile pour lui. Si bien qu'actuellement les soucis théoriques et pratiques se mêlent inévitablement dans toutes les recherches génétiques chez le Ver à soie.

I. — La variabilité des caractères

Tous les caractères étudiés chez le Ver à soie se sont révélés éminemment variables. Qu'ils concernent les œufs, les chenilles, les cocons, les chrysalides ou les papillons, ils présentent toujours une gamme importante de variations

qualitatives ou quantitatives. Mais c'est le stade chenille qui l'emporte de beaucoup comme nous allons le voir, et c'est assez naturel puisque c'est le stade le plus accessible à l'observation. En effet, pendant des siècles, les sériciculteurs ont su voir et isoler les variations spontanées apparues dans les élevages. D'où l'accumulation de ces variations ; c'est ainsi que, d'une façon générale, DARWIN explique l'abondance des variétés dans les espèces domestiques par rapport aux espèces sauvages.

A. — Variabilité des œufs

L'œuf de type normal chez le Ver à soie est de couleur gris lilas ; il est adhérent et de forme ovale ; enfin il est bivoltin. Mais les œufs s'éloignent bien souvent du « standard » donné par cette courte description.

L'œuf peut s'arrondir ou au contraire s'allonger en fuseau ; il peut se déformer en particulier pour prendre l'aspect d'un haricot ou se couvrir de rides plus ou moins marquées horizontales ou transversales.

Sa taille, comme son poids, diffère notablement selon les races ; petits œufs des races à trois mues ou des races d'Extrême-Orient, gros œufs des races à quatre mues et des races européennes.

La couleur de l'œuf peut varier du blanc jaunâtre au gris foncé en passant par l'orangé, le rose, le rouge et diverses nuances de gris : brunâtre, verdâtre, bleuâtre. Certaines lignées sont caractérisées par des œufs à ceinture blanc, ou à tache blanche latérale ou ventrale. D'autres au lieu de présenter les œufs de teinte mâte ont des œufs à coque brillante nacrée.

La fluorescence des œufs en lumière de Wood est également sujette à variations, puisqu'elle va du jaune d'or au noir. Et nous savons déjà que les œufs peuvent ne pas être adhérents.

Les caractères anatomiques sont eux-mêmes caractéristiques des diverses races. La couleur du chorion (blanche, jaune ou verdâtre), sa plus ou moins grande transparence, son épaisseur (3 à 6 millièmes de mm), son poids (10 à 15 p. 100 du poids de l'œuf), le nombre des cellules formant la séreuse (170 à 250 chez les bivoltins, 350 à 600 chez les monovoltins), la taille, la forme et la pigmentation de ces cellules, la structure du vitellus, la taille et la forme de l'embryon, son état de développement au moment de la diapause constituent autant de caractères dont l'étude a été envisagée.

Parmi les caractères physiologiques, citons le voltinisme, l'aptitude à la parthénogénèse, celle à la stérilité, et enfin la fréquence de la mortalité embryonnaire qui est une des formes de la léthalité ; ses mécanismes sont variés et les recherches qu'elle suggère nombreuses.

B. — Variabilité des chenilles

Le type normal de chenille est caractérisé par une couleur claire du tégument, un sang incolore, un développement marqué par quatre mues et une assimilation à laquelle participe une amylase « forte ». Mais à partir de ce « standard » on peut observer d'innombrables variations.

La taille et le poids, entre lesquels existe une forte corrélation, peuvent varier selon les races du simple au double : 50 à 90 mm de long, sur 8 à 12 mm de large et de 2 à 6 g et plus.

La chenille peut être étirée ou plus comprimée que normal, ou présenter

des déformations au niveau de tel ou tel segment. La plus importante qui correspond à l'apparition d'une paire d'excroissances dorsales par segment, conduit à des Vers bossus ou « gibboses ».

La coloration du Ver est un des caractères les plus complexes et les plus variables et nous ne citerons que quelques cas remarquables. La teinte de fond est normalement blanche mais peut être bleutée ou rose, ou franchement jaune verdâtre (« soufré ») ; sur ce fond, des marques tégumentaires généralisées définissent d'innombrables variétés : le blanc uni, une fine ornementation, puis diverses nuances de plus en plus sombres jusqu'au type franchement moricaud, dont la capsule céphalique est par ailleurs tachée de brun sur la ligne médiane. Notons au passage que la teinte moricaude est celle des chenilles de *Theophila mandarina*, l'ancêtre possible du *Bombyx mori*.

Des marques supplémentaires, mais généralisées peuvent se présenter sous forme de larges rayures à chaque segment : c'est le cas des « veloutés » (ou striped) ainsi appelés parce qu'ils ont l'aspect du velours noir et dont on connaît plusieurs variantes. Les « zébrés » dont la partie antérieure de chaque segment est marquée d'une étroite raie noire, offrent une capsule céphalique présentant une tache foncée sur chaque joue.

Le tégument de la chenille présente par ailleurs une ornementation précise et localement limitée. Le masque à la partie antérieure du thorax, lorsqu'il est présent, est un ensemble de taches dont chaque territoire peut avoir des couleurs diverses : rose, brun orangé, gris chamois, etc... Les *lunules* sont une paire de taches dorsales en forme de croissant situées sur le deuxième segment abdominal. Ces taches peuvent être absentes ou au contraire se multiplier sur les divers segments (« polylunulaires »), ce qui permet, on le devine, d'innombrables combinaisons. De plus, ces lunules peuvent se transformer en ocelles qui, si elles se répètent sur chaque segment, donnent au Ver un aspect particulièrement décoratif (Vers « fleuris » de Chine).

Les taches en étoiles, plus petites que les lunules, plus rondes, situées normalement sur le cinquième segment abdominal, juste au-dessus des ébauches génitales offrent des variations analogues à celles de lunules.

D'une façon générale, la répartition et la nature de la pigmentation du tégument, comme celles des soies, ont été minutieusement étudiées et décrites dans les diverses races.

Enfin, la peau qui est d'ordinaire opaque en raison de l'accumulation des pigments puriques dans ses cellules peut devenir transparente (à des degrés divers selon les lignées) ; de telles chenilles sont très remarquables car les organes internes deviennent parfaitement visibles ; on suit par exemple les battements du vaisseau dorsal.

La variabilité des caractères anatomiques ou histologiques de la chenille est beaucoup moins bien connue et pourtant on sait que les variations quantitatives (nombre de cellules, taille des organes, etc...) atteignent facilement 20 à 30 p. 100 ; on connaît également des variations qualitatives : par exemple, le sang peut être incolore, jaune ou verdâtre.

Nous en arrivons ainsi à des caractères proprement physiologiques. En ce qui concerne la nutrition, l'action des amylases peut être forte (type normal) ou faible selon les lignées ; l'utilisation digestive varie elle-même de façon considérable. Les différents degrés de perméabilité de l'intestin aux pigments d'origine alimentaire permettent précisément d'expliquer les différentes couleurs de sang.

La croissance, la capacité de développement, et surtout le nombre de

mues, qui est normalement de quatre mais peut n'être que de trois ou au contraire s'élever à 5 ou 6, caractérisent de façon souvent très nette des races pour lesquelles les techniques d'élevage deviennent finalement bien différentes.

C. — Variabilité du cocon

Le seul caractère normal pour un cocon est d'être blanc. Or par ailleurs bien des caractères morphologiques et physico-chimiques diffèrent notablement d'une race à l'autre.

S'il y a en fait deux grands types de cocons, le type chinois, ovoïde, presque sphérique parfois, et le type japonais, plus allongé et surtout nettement ceinturé, de nombreuses variantes dans le rapport de la longueur à la largeur par exemple, conduisent à définir une série de formes. Dans quelques cas particuliers, les cocons sont asymétriques ; si cette tendance est poussée à l'extrême, ils deviennent pointus à un bout, puis aux deux bouts, et même ouverts, ce qui constitue peut-être une forme primitive.

La taille et le poids du cocon varient évidemment, mais certaines zones de poids et de taille sont suffisamment caractéristiques de certaines races. Les races Gubbio, ou de Georgie ont de gros cocons (jusqu'à 5 cm) ; les « Japonais Verts » et même les « Chinois Dorés » ont de petits cocons (1 à 2 cm).

La couleur du cocon, qui est fondamentalement blanche, peut cependant être jaune paille, jaune clair, jaune doré, verte, rose et même rouille qui est la teinte la plus foncée. La fluorescence varie elle-même du jaune au violet.

La structure du cocon, en relation avec le comportement de filage, est également un des facteurs qui permet de reconnaître facilement une race. Le grain fin d'un « Chinois Blanc » ne peut être confondu avec le grain grossier d'un Japonais. Certains défauts, comme le satinage, la séparation des couches de soie, l'excès de blaze, etc... sur lesquels nous n'insisterons pas, sont nettement héréditaires, et constituent des variations très importantes à considérer dans la pratique.

Nous signalerons cependant un cas très intéressant, celui des « doubles », c'est-à-dire des cocons tissés par deux chenilles et où l'on trouve donc à l'intérieur deux chrysalides. Cette tendance « sociale » peut se manifester plus nettement, puisqu'on rencontre encore assez souvent des cocons triples ; on a même signalé des cocons à 7 ou 8 chrysalides. Le cocon double peut être intérieurement cloisonné ou non.

La coque soyeuse considérée seule peut elle-même varier considérablement de poids, de 200 à 1 000 mg, et la richesse d'un cocon en soie est une des caractéristiques d'intérêt économique à laquelle on attache le plus d'importance en matière de sélection.

En principe une coque lourde permettra de dévider un fil long ; mais le fil lui-même présente sa propre variabilité ; si sa longueur varie de 400 à 1 500 m, sa section et sa forme varient également ; si bien que le titre (poids de l'unité de longueur) peut aller du simple au triple. Divers défauts (irrégularités, lousiness, etc...) ou aptitudes (en particulier à la filature) s'ajoutent et parfois correspondent à des variations physico-chimiques importantes (teneur en séricine par exemple).

D. — Variabilité de la chrysalide et du papillon

Les stades nymphal et imaginal sont infiniment moins riches en variations.

Chez la chrysalide, si l'on rencontre, outre les modifications habituelles de taille et de poids, quelques caractères morphologiques aberrants, le seul

caractère qui ait donné lieu à de très intéressantes recherches concerne la couleur des fourreaux alaires qui sont noirs dans certaines races, alors qu'ils sont normalement jaune brônâtre.

L'adulte présente des variations dans la nervation des ailes, de même que dans leur forme, leur taille et leur couleur (en particulier le système de dessins qui ornent de lignes transversales les ailes postérieures et antérieures). Mais les caractères les plus importants, bien qu'encore assez mal connus, sont ceux qui permettent d'expliquer la stérilité des mâles ou des femelles (par exemple la formation d'un spermatophore aberrant).

E. — Origine de ces variations

L'exposé précédent bien que très incomplet démontre cependant suffisamment l'extraordinaire aptitude à varier que possède actuellement le Ver à soie.

Ces variations sont parfois en relation directe avec le milieu extérieur et ne valent que pour la génération qui en a subi les effets. D'autres sont en relation moins étroite avec le milieu, mais ne persistent que quelques générations et ne sont pas définitivement héréditaires. D'autres enfin, qui sont beaucoup plus indépendantes des facteurs externes, se maintiennent de génération en génération. Elles ont été isolées dans des lignées stables qu'elles caractérisent. On peut alors parler de mutations, au sens classique du mot.

La grande majorité de ces mutations sont spontanées, c'est-à-dire qu'elles sont apparues naturellement dans les élevages, où elles ont attiré l'attention. Mais l'action de divers agents physiques (rayons X, gaz moutarde) appliqués aux œufs ou aux ébauches génitales a permis d'obtenir artificiellement des mutations supplémentaires. Il n'est pas inutile de souligner que ces mutations induites sont souvent d'intérêt secondaire et que plus de la moitié d'entre elles sont léthales, c'est-à-dire qu'elles ne permettent pas un développement normal complet.

On peut actuellement dresser le tableau suivant des mutations spontanées ou artificielles selon le stade de développement qu'elles intéressent :

	œuf	embryon	larve	cocon	chrysalide papillon	déve- loppement
Spontanées ..	36	22	109	17	19	5
Induites	5	0	24	0	2	1

soit sur un total de 240 mutations, 208 variations spontanées et 32 variations induites expérimentalement.

II. — Hérité des caractères

Il n'est pas évidemment question d'examiner maintenant systématiquement le comportement héréditaire des caractères que nous avons pris comme exemples dans les paragraphes précédents. Nous n'étudierons que quelques cas, en allant des plus simples et des mieux connus aux plus complexes et aux plus discutés. Nous voulons seulement montrer sur quelques exemples, comment les études génétiques sont devenues le complément nécessaire des études physiologiques.

1. — Hérité d'un caractère

Dès le début du siècle, on vérifia sur le Ver à soie les proportions mendéliennes, telles qu'on peut les observer après un croisement entre deux lignées différant par un ou plusieurs caractères.

Prenons par exemple, le caractère *zébré* (Ze) des chenilles. Si nous croisons un ver zébré par un ver normal non zébré, nous obtenons en première génération (F_1) des chenilles qui ont toutes l'aspect zébré ; si nous croisons entre elles de telles chenilles, la génération suivante (F_2), sera caractérisée par la présence de chenilles zébrées mais aussi de chenilles normales ; de plus la proportion de ces dernières sera de 25 p. 100, contre 75 p. 100 pour les zébrés.

Si nous étudions l'hérédité du caractère *velouté* (p^s) par croisements avec des chenilles normales, nous observons aussi l'homogénéité de la F_1 ; mais les chenilles sont moins noires que le parent velouté ; l'aspect est intermédiaire entre les deux parents, bien que plus proche du parent velouté. En F_2 on note également une disjonction des caractères avec 25 p. 100 de veloutés, 50 p. 100 de veloutés de type intermédiaire et 25 p. 100 de chenilles blanches normales.

Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse mendélienne de la pureté des gamètes, et avec les lois d'homogénéité de la F_1 et de la disjonction en F_2 .

On peut écrire les schémas suivants :

1 ^{er} cas	Parents	$ZeZe \times zeze$
	$\overline{F_1}$	\overline{Zeze}
	F_2	$ZeZe \quad Zeze \quad zeze$
2 ^e cas	Parents	$p^s p^s \times +p+p$
	$\overline{F_1}$	$\overline{p^s +p}$
	F_2	$p^s p^s \quad p^s +p \quad +p+p$

Dans le premier cas, on ne distinguait pas extérieurement un animal $ZeZe$ d'un animal $Zeze$. On dit que le caractère Ze est dominant et ze récessif. Mais si l'aspect extérieur ou phénotype des deux combinaisons $ZeZe$ et $Zeze$ est le même, la structure génétique (ou génotype) n'est pas identique : l'une $ZeZe$ est dite homozygote, l'autre $Zeze$ hétérozygote, parce que la première conduit à un seul type de gamètes porteur de Ze , la seconde à deux types de gamètes, l'un porteur de Ze et l'autre de ze .

Cette distinction est d'ailleurs nécessaire comme le prouve notre 2^e exemple. En effet, dans ce cas le caractère *velouté* n'est pas complètement dominant, si bien qu'il y a en F_2 trois phénotypes, c'est-à-dire autant que de génotypes.

De plus, on peut se rendre compte expérimentalement de la différence entre la combinaison $ZeZe$ et $Zeze$ par croisement avec le parent normal ($zeze$).

En effet, le croisement :

$$ZeZe \times zeze$$

donne en F_1 100 p. 100 de zébrés, alors que le croisement

$$Zeze \times zeze$$

donne 50 p. 100 de zébrés et 50 p. 100 de non zébrés.

Retenons de ces premiers exemples, le phénomène important de la *dominance*. Il concerne essentiellement des facteurs qui régissent un même caractère par exemple le marquage de la partie antérieure des segments de la chenille : le facteur Ze (zébré) est dominant par rapport au facteur ze (non zébré) qui est récessif. Ces deux facteurs sont dits *allélomorphes*. La notion de domi-

nance peut dépasser le couple d'allèles et s'élargir à des allèles multiples, qui concernent tous le même caractère ; on parle alors d'*épistasie*. Par exemple pour la couleur de la peau de la chenille, on a isolé une série d'allèles correspondant entre autres aux aspects suivants : uni (p), normal (+ p), moricaud (p^M), velouté (p^s) ; l'allèle correspondant au marquage le plus sombre est épistatique par rapport à celui dont l'expression est plus claire ; on a la série (simplifiée) suivante :

$$p^s > p^M > + p > p$$

On connaît ainsi, chez le Ver à soie quatre grandes séries d'allèles : le groupe p (couleur de la peau), le groupe S (également couleur de la peau), le groupe E (lunules et fausses pattes), le groupe Gr (couleur de l'œuf).

D'autre part, la fréquence des variations dominantes est moindre que celle des récessives, tout au moins pour les variations spontanées : car c'est nettement l'inverse pour les mutations induites expérimentalement.

	spontanées	induites
mutations dominantes.....	92	27
mutations récessives.....	116	5

2. — Hérité de plusieurs caractères

Au lieu d'étudier l'hérédité d'un seul caractère (monohybridisme) à la fois, on peut porter son attention sur deux caractères et observer leur comportement dans les générations successives (dihybridisme). Étudions par exemple le croisement de chenilles zébrées (Ze) à peau blanche (+ p) par des chenilles non zébrées (ze), mais veloutées (p^s).

Parents ZeZe +^p+^p × zeze p^sp^s
F₁ Zeze +^pp^s

Les chenilles sont toutes zébrées et veloutées. Si nous croisons ces chenilles entre elles, nous obtenons le schéma suivant :

gamètes femelles	gamètes mâles			
	Ze + ^p	Ze p ^s	ze + ^p	ze p ^s
Ze + ^p	ZeZe + ^p + ^p	ZeZe + ^p p ^s	Zeze + ^p + ^p	Zeze + ^p p ^s
Ze p ^s	ZeZe + ^p p ^s	ZeZe p ^s p ^s	Zeze p ^s + ^p	Zeze p ^s p ^s
ze + ^p	Zeze + ^p + ^p	Zeze + ^p p ^s	zeze + ^p + ^p	zeze + ^p p ^s
ze p ^s	Zeze + ^p p ^s	Zeze p ^s p ^s	zeze + ^p p ^s	zeze p ^s p ^s

c'est-à-dire qu'en F₂ nous obtenons 9 génotypes différents mais nous n'observons que 4 phénotypes :

$$Ze\ p^s \qquad Ze\ +p \qquad ze\ p^s \qquad ze\ +p$$

avec les fréquences respectives suivantes :

$$9 \qquad 3 \qquad 3 \qquad 1$$

Dans le cas particulier, notons le détail qu'une partie des chenilles veloutées le sont un peu moins que les autres du fait de la dominance incomplète du caractère.

Mais cette formule qui se généraliserait facilement pour un plus grand nombre de caractères, n'est pas toujours vérifiée. Si nous étudions par exemple l'hérédité des caractères *zébré* et *soufré*, les résultats en F_2 diffèrent notablement.

Soit le croisement : zébré non souffré \times non zébré souffré

ZeZe LemLem \times zeze lemlem.

En F_1 tous les Vers sont zébrés et non souffrés. Si nous croisons entre eux ces animaux, nous obtenons en F_2 deux types de chenilles :

75 p. 100 de zébrées non souffrées et 25 p. 100 de non zébrées souffrées.

Nous n'avons que deux phénotypes et les résultats correspondent au schéma de disjonction des gamètes suivant :

	Ze Lem	ze lem
Ze Lem	ZeZeLemLem	ZezeLemlem
zelem	ZezeLemlem	zezelemlem

c'est-à-dire qu'il n'y a pas une disjonction indépendante des caractères dans les gamètes, comme l'avait découvert MENDEL. Ze et Lem passent ensemble dans un même gamète, ainsi que ze et lem de leur côté ; on dit qu'il y a liaison entre ces caractères ou « *linkage* ».

Ce phénomène, si on l'étudie systématiquement sur tous les caractères connus, permet d'établir des groupes de caractères liés entre eux, s'héritant solidairement. MORGAN et ses collaborateurs qui travaillaient ce problème sur la *Drosophile*, ont émis l'hypothèse que chaque groupe de caractères correspondait à un chromosome, qu'il y avait donc autant de groupes de liaison que de chromosomes. Chez le Ver à soie, malgré un travail gigantesque (il y a 28 paires de chromosomes chez *Bombyx mori* et seulement 4 paires chez *Drosophila melanogaster*), les généticiens n'ont pu mettre en évidence que XVII groupes de linkage ; c'est-à-dire un nombre inférieur à celui des chromosomes. Pour les groupes manquant, on en est réduit aux hypothèses.

Par ailleurs, le schéma indiqué dans le cas de liaison souffre lui-même de petites modifications ; c'est-à-dire qu'au lieu d'avoir seulement deux phénotypes, on retrouve souvent *en plus* les phénotypes qu'on aurait dû trouver s'il n'y avait pas eu linkage, mais avec des fréquences beaucoup plus faibles ; si bien que ces irrégularités sont passées un certain temps inaperçues. Par exemple, dans le cas de linkage que nous avons signalé, on ne trouve pas réellement 75 p. 100 de zébrés non souffrés et 25 p. 100 de non zébrés souffrés, mais (3) :

71 p. 100 de zébrés non souffrés,
21 p. 100 de non zébrés souffrés,
4 p. 100 de zébrés souffrés,
4 p. 100 de non zébrés non souffrés.

Actuellement, l'école Morganienne interprète ces recombinaisons comme le résultat d'échanges de fragments entre chromosomes de la même paire. Ce phénomène d'enjambement des chromosomes a été baptisé *crossing-over*. Il serait pratiquement d'une importance médiocre, si l'on ne s'était aperçu que le taux des recombinaisons présentait une certaine régularité pour deux caractères donnés. De plus, si l'on admet que les gènes, ou particules matérielles portées par un chromosome et responsables des divers caractères, sont disposés linéai-

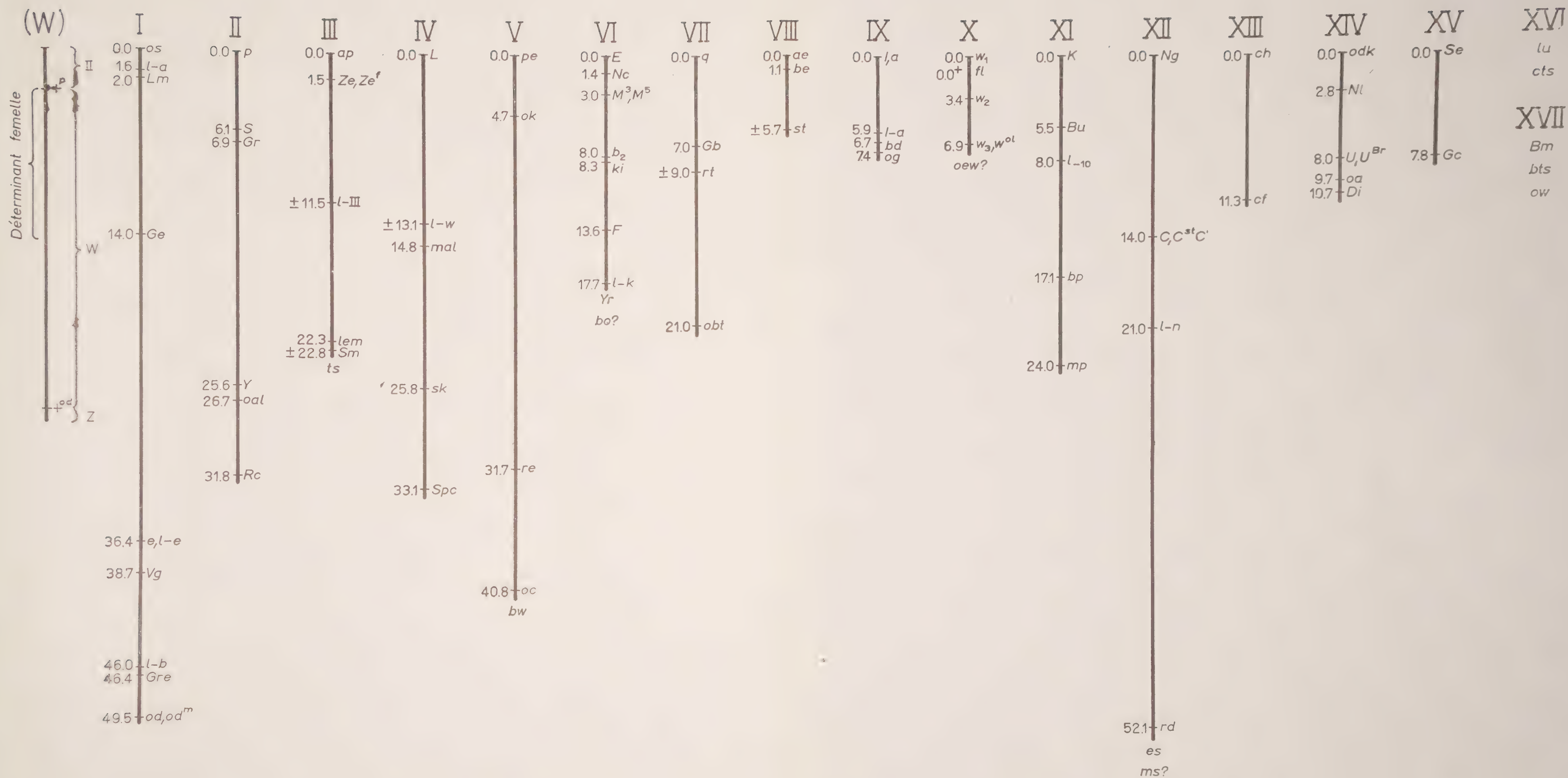


FIG. 16. — Carte des chromosomes du *Bombyx mori*. — Sur 28 chromosomes, 11 n'ont pu révéler, à ce jour, un groupement de caractères.

rement, il est évident que le taux de recombinaisons sera d'autant plus élevé que les gènes étudiés sont plus éloignés l'un de l'autre sur le chromosome. Inversement, d'un taux de crossing-over donné, on peut déduire la distance relative des emplacements de deux gènes. De proche en proche, on peut établir une véritable « Carte des gènes » pour chaque chromosome. Ce travail a été réalisé en grande partie par les généticiens japonais. Nous en donnons ci-dessous l'état actuel d'avancement.

Il y a lieu de noter que le taux de crossing-over concernant deux caractères n'est pas une constante ; par exemple on s'est aperçu chez le Ver à soie qu'il variait avec la température. De plus, le taux de crossing-over est nul (à quelques exceptions près) dans le sexe femelle, c'est-à-dire que pour lui le linkage est absolu. C'est l'inverse chez la *Drosophile*, où le linkage est absolu pour le sexe mâle.

Ceci nous amène à dire quelques mots des relations entre le sexe et l'hérédité et en particulier de l'hérédité du sexe.

3. — Sexe et hérédité

Si l'on étudie la descendance d'un couple de papillons (qui comprend plusieurs centaines d'individus frères et sœurs) on observe généralement qu'elle comprend 50 p. 100 de mâles et 50 p. 100 de femelles. Les irrégularités sont rares et ne concernent le plus souvent que des lignées où l'on remarque en même temps une forte mortalité.

On a cherché à expliquer cette proportion de mâles et de femelles. L'étude de la garniture chromosomique conduit à remarquer que si les deux sexes présentaient le même nombre de chromosomes (28 paires), ils se distinguaient cependant pour l'une des paires qui était composée dans l'un des sexes, le sexe femelle, de deux chromosomes dissemblables (les hétérochromosomes). Par suite l'ovogénèse conduit à deux catégories d'ovules, les uns de formule $nA + Z$, les autres de formule $nA + W$, alors que la spermatogénèse aboutit à des spermatozoïdes tous semblables de formule $nA + Z$. Le sexe femelle, chez le Ver à soie est *hétérogamétique*, le sexe mâle *homogamétique*.

On a donc le schéma suivant au moment de la reproduction :

		femelle	
	gamètes	$nA + Z$	$nA + W$
mâles	$nA + Z$	$2nA + ZZ$	$2nA + Z + W$

Et l'on a bien autant de chances de voir se former des mâles que des femelles.

Si par ailleurs mâles et femelles diffèrent par la nature d'un chromosome, on peut s'attendre à ce que l'ensemble des caractères liés aux gènes de ce chromosome ne puisse se retrouver indifféremment dans les deux sexes. C'est ainsi que certains caractères, la transparence de la peau par exemple, sont *liés au sexe*. Expérimentalement, on a pu lier au sexe des caractères qui ne l'étaient pas naturellement ; on parle alors de caractères *limités au sexe*. Un des résultats récents les plus spectaculaires est sans doute celui obtenu par TAZIMA qui par translocation au chromosome W d'un morceau de chromosome portant le gène responsable de la couleur noire des œufs, obtient une race dont les œufs jaunes donnent naissance à des mâles et les œufs noirs à des femelles. La race en question n'est pas tout à fait normale, ce qui empêche pour le moment son utilisation pratique. Il est certain que dès qu'on cherche à étudier et à modifier des caractères physiologiques les choses se compliquent sérieusement et les résul-

tats sont en fait infiniment moins faciles à interpréter qu'ils ne le paraissent à première vue, même lorsqu'ils concernent des caractères qualitatifs simples (couleurs, forme, etc...).

4. — Hérité des caractères physiologiques

En effet, si nous étudions de façon approfondie l'hérité de *la couleur du cocon* que nous prendrons comme exemple et si nous nous limitons à un seul groupe de pigments, les caroténoïdes, nous nous rendons compte de la complexité réelle de l'hérité d'un tel caractère.

Nous trouvons d'abord qu'une dizaine de facteurs sont en jeu :

Pour les xanthophylles (lutéine, violaxanthine, taraxanthine).

Y	chr. II	sang jaune	
a	— IX	sang blanc inhib. de Y.	
I	— IX	— — — —	(allèle de a).
c	— XII	cocon doré.....	} allèles multiples
C ^d	— XII	cocon jaune pâle	
C st	— XII	cocon jaune paille	
C ⁱ	— XII	cocon à couche interne jaune	

Pour le β -carotène.

F	chr. VI	cocon chair
Pk	—	cocon rose
Cb	—	cocon chamois

Nous trouvons d'autre part que la zone d'intervention de ces facteurs se situe au niveau de la membrane intestinale pour Y, a et I, au niveau de la glande séricigène (partie postérieure du réservoir) pour les autres (cf. fig. 17). Autrement dit, la couleur de la soie dépend de la perméabilité successive de deux organes aux pigments d'origine alimentaire. Certains facteurs ont une grande importance en raison même du niveau où ils interviennent. Si la chenille est porteuse de a ou I, son sang est blanc et quels que soient les facteurs qu'elle possède quant au fonctionnement de la glande séricigène proprement dit, la soie sera blanche.

Par contre, si ces facteurs inhibiteurs ne jouent pas, les autres facteurs peuvent conduire à des nuances diverses selon les conditions du milieu. Par exemple, une température moyenne (23°C) au 5^e âge favorise le passage des pigments et les cocons sont plus intensément colorés que si les chenilles avaient subi des températures basses (18°C) ou élevées (30°C).

L'effet de la température sur l'expression des gènes n'est pas un phénomène isolé. Un exemple très intéressant est celui d'un caractère de la chrysalide : la couleur des ptérothèques (ou fourreaux alaires) qui peut être noire au lieu de jaunâtre. Ce caractère « ailes noires » dépend d'un facteur récessif bp situé sur le XI^e chromosome. Mais ce facteur ne s'exprime qu'à température relativement basse (15 à 20°C). Au-dessus de 25°C, les deux lignées ne peuvent être distinguées. La période de sensibilité à la température est courte et se situe entre la fin du filage et la mue nymphale. L'explication de ce phénomène n'est pas encore certaine. HARIZUKA pense que les températures élevées transforment les protéines solubles en protéines insolubles, rendant ainsi leur combinaison impossible avec un chromogène, sous l'action d'un enzyme tel que la tyrosinase, dont les variations d'activité ne seraient pas en cause.

Bien souvent les caractères physiologiques (voltinisme, moltinisme, etc...) ont une très grande importance pratique, bien plus que la couleur des chenilles ou des cocons, avec lesquels on ne trouve jusqu'à présent aucune liaison rigide.

Prenons l'exemple du voltinisme. Après avoir essayé de ramener le déter-

minisme de ce caractère à un schéma mendélien simple, les auteurs se sont rapidement aperçu que la réalité ne pouvait se réduire à ce schéma. Après des complications successives on propose actuellement pour expliquer les résultats expérimentaux l'intervention de 6 gènes : trois ordinaires et trois liés au sexe. Mais cette intervention de nombreux gènes aboutit à un déterminisme presque *continu* du voltinisme, alors que le phénomène est essentiellement *discontinu*. De plus les physiologistes ont montré que selon les conditions de température et d'éclairement pendant l'incubation des œufs, les femelles qui en sont issues, dans les races bivoltines, pondront des œufs à diapause ou sans diapause ; et

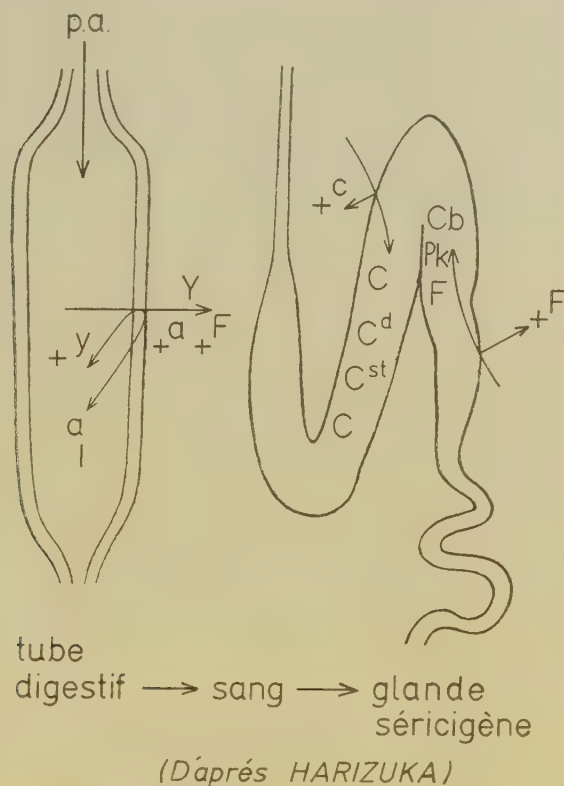


FIG. 17. — Données physiologiques et génétiques concernant la couleur du cocon.
pa, pigments d'origine alimentaire ; *Y*, *a*, *I*, gènes agissant sur la perméabilité du tube digestif
C, *F*, *Pk*, *Cb*, gènes agissant sur celle de la glande séricigène.

l'on connaît en même temps les mécanismes hormonaux qui conduisent à l'un ou à l'autre type de développement embryonnaire. Si bien qu'en définitive, les gènes dits du voltinisme sont en fait des gènes qui contrôlent l'activité de certaines glandes à sécrétion interne. MOROHOSHI pense que, parmi ces gènes, ceux liés au sexe contrôlent la sécrétion de la glande prothoracique, tandis que les gènes portés par des autosomes contrôlent celle des *Corpora allata*. Mais, de ce fait, de tels gènes ont donc une importance qui dépasse de beaucoup le voltinisme ; ils agissent forcément sur le nombre des mues et la croissance, puisqu'on sait que ces phénomènes dépendent au moins en partie, des sécrétions de ces mêmes glandes.

Ainsi donc, pour essayer d'expliquer l'hérédité d'un caractère apparem-

ment simple et discontinu, c'est toute la physiologie de l'animal qui est mise en jeu.

Pour d'autres caractères, on ne propose pas encore d'explication. Par exemple, le comportement de filage aboutit pour une race donnée à une forme de cocon bien déterminée, qui caractérise souvent la race. Mais il peut y avoir modification de ce comportement, de telle façon qu'on obtienne un cocon pointu et même ouvert à l'une des extrémités, ou bien encore un cocon à ceinture « faible », c'est-à-dire pour lequel l'épaisseur de soie au ceintre devient beaucoup plus faible qu'aux deux calottes et peut même devenir nulle. Or, si l'on sélectionne ces deux modifications (qui correspondent à de graves défauts dans la pratique), on obtient au bout d'un petit nombre de générations des lignées où leur fréquence et leur intensité sont très élevées. Par contre la sélection d'un type de cocons réguliers et ovoïdes est longue et difficile. Pourquoi l'hérédité d'un comportement, caractère qu'on peut *a priori* considérer comme complexe, est-elle aussi facile à modifier dans un sens, aussi difficile dans un autre sens? Un atavisme très lointain joue-t-il encore un rôle : un cocon pointu et ouvert peut-il être considéré comme primitif?

5. — Hérité maternelle

Certains phénomènes, qui relèvent de l'hérédité en ce sens qu'ils concernent le passage d'une génération à la suivante, sont cependant à la limite de la physiologie et de la génétique, puisque leur existence est liée étroitement à la reproduction, aux conditions de la reproduction.

Ainsi plusieurs caractères des œufs de Ver à soie dépendent directement de la structure génétique de la femelle qui les a pondus. La couleur du chorion, par exemple, est déterminée par les cellules folliculaires qui l'ont secrété, la structure génétique de l'œuf lui-même n'interviendra qu'à la génération suivante. Cette influence particulière de la mère qui décale d'une génération les effets de modifications génétiques est connue sous le nom d'hérédité maternelle ; et c'est TOYAMA, sur le Ver à soie, qui devait l'un des premiers attirer l'attention sur ce type d'hérédité.

6. — Hérité de caractères quantitatifs et sélection

Un caractère quantitatif est un caractère pour lequel il n'y a pas plusieurs possibilités très différentes, mais une infinité de possibilités réparties entre deux limites qui ne sont pas elles-mêmes définitivement fixées. C'est le cas d'une longueur, d'un poids, d'une teneur en telle substance, etc...

Ce sont les caractères quantitatifs qui ont souvent la plus grande importance chez les plantes ou les animaux ayant un intérêt économique. Ce sont eux sur lesquels nos connaissances théoriques sont les plus faibles. Dans une revue récente sur la Génétique du Ver à soie, les résultats dans ce domaine ne tiennent qu'une page sur les 80 pages du texte. Il s'agit pourtant par exemple du poids des coques soyeuses, de la longueur du fil, etc... c'est-à-dire de l'objet même de la Sériciculture.

Or en fait, les résultats ne sont pas nuls : ils sont souvent très importants, puisqu'en un demi-siècle la sélection a permis de doubler le poids du cocon, de tripler ou de quadrupler le poids de la coque soyeuse, de doubler la richesse soyeuse, c'est-à-dire le rapport du poids de la coque au poids du cocon ou de la chrysalide. Mais ces résultats ont été acquis au prix d'un travail énorme,

empirique, parsemé d'échecs ou d'accidents, un travail difficile à exposer et dont on a tiré seulement jusqu'à présent quelques règles pratiques, mais aucune loi générale.

Les caractères quantitatifs étudiées chez le Ver à soie sont les suivants : poids du cocon, poids de la coque, poids de la chrysalide, poids de la ponte, poids de l'œuf, longueur du fil ; épaisseur du fil, netteté du fil, degré de lousiness du fil, durée de la vie larvaire, taux de cocons doubles, taux de blaze, teneur des pupes en acide nicotinique, teneur de l'épiderme de la chenille en acide urique.

La plupart de ces caractères ont été l'objet d'une sélection, sélection qui a conduit à une modification progressive de la valeur moyenne du caractère. De nombreux systèmes de sélection ont été employés, souvent parallèlement ou successivement pour une même race. La sélection généalogique qui consiste à étudier séparément les individus et à suivre isolément leur descendance a abouti à des résultats très importants. Entre autres, on s'était aperçu depuis longtemps que les hybrides de deux races avaient souvent des qualités supérieures à celles des parents. Transposé dans le domaine de la sélection, ce résultat a conduit à maintenir des lignées pendant plusieurs générations dans une stricte consanguinité, puis à croiser ces lignées ; parmi les hybrides ainsi obtenus, certains ont présenté des qualités très remarquables en particulier en ce qui concerne leur vigueur. Cette luxuriance des hybrides a été appelé *heterosis*. Ce phénomène dont l'explication reste encore à l'état d'hypothèses, a été recherché systématiquement chez le Ver à soie, et est en fait utilisé avec succès dans la pratique. On ne connaît de réussite comparable actuellement que pour le maïs-hybride. Il y a lieu de noter d'ailleurs que l'effet d'hétérosis ne concerne pas la richesse soyeuse, dont le niveau est atteint pendant la phase de sélection.

Si l'on ajoute enfin qu'il est parfois nécessaire, pour obtenir l'effet recherché de réaliser des double croisements c'est-à-dire le croisement d'individus qui sont déjà eux-mêmes des hybrides, on comprendra que l'ensemble de ce travail soit long et difficile. Nous ne pouvons l'exposer en détail. Retenons seulement la conclusion c'est-à-dire le prix élevé auquel est obtenue maintenant l'amélioration d'un matériel biologique dans un sens utile à l'Homme.

RÉFÉRENCES DU CHAPITRE VI

- (1) ARUGA (H.), CHIKUSHI (H.), MIYAYAMA (H.), TAZIMA (Y.) et TSUJITA (M.). — The recent advances in gene analysis of the silkworm, The Gihodo, Inc. 167 p., Tokyo, 1951.
- (2) COUTAGNE (G.). — Recherches expérimentales sur l'hérédité chez les Vers à soie, 193 p., Paris, 1902.
- (3) DELMAS (R.). — *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **69**, 2, 245-58, 1935.
- (4) KIKKAWA (H.). — In « *Advances in Genetics* », **5**, 107-140, 1953.
- (5) LEGAY (J.-M.). — *Rev. du Ver à soie*, **5**, 2, 1-60, 1953.
- (6) MOROHOSHI (S.). — In « *Silkworm genetics* », 418-50, Tokyo, 1952.
- (7) TANAKA (T.). — In « *Advances in genetics* », **5**, 239-317, 1953.
- (8) YOKOYAMA (T.). — *Silkworm genetics illustrated* (185 p.), Japan Soc. for the promotion of Science, 1959.

CHRONIQUE DES LIVRES

BEAUMONT (A.). — **Diseases of farm crops.** — London, W. H. et L. Collingridge Ltd., 128 p., 1959.

Description, illustrée de nombreuses photographies, des symptômes des maladies attaquant les principales cultures. Après un premier chapitre consacré aux différents types de maladies et un second traitant des méthodes de lutte, les sept autres chapitres passent en revue : les maladies des Céréales, pommes de terres, racines et plantes fourragères, fèves et pois, légumineuses fourragères, graminées, plantes potagères.

Les désherbants chimiques. — Paris, Orstom, 1958, 84 p.

Ce fascicule ronéotypé présente les principaux produits herbicides actuellement utilisés, en les classant selon leur composition en trois grands groupes : produits inorganiques, huiles minérales, produits organiques. Une soixantaine de produits sont brièvement décrits. L'auteur donne leur formule, leurs principales propriétés, leur présentation et leur mode d'emploi, les mauvaises herbes susceptibles d'être détruites et les plantes cultivées pouvant être traitées. Sans prétendre être exhaustif, ce travail constitue un memento pratique, facile à consulter. Regrettons toutefois que certaines mauvaises herbes soient désignées dans le texte uniquement par leur nom anglais ou américain, sans figurer pour autant dans le lexique anglo-latin donné en annexe à la fin de l'ouvrage.

R. L.

British weed control council. — **Weed control handbook**, Oxford, Blackwell, 1958, 245 p.

Depuis la première « British Weed Control Conference » en 1953, le « British Weed Control Council » édite chaque année un rapport, qui constitue une mise au point sur les méthodes les plus récentes appliquées dans le domaine du désherbage. En 1958, ce rapport a atteint la taille d'un manuel, dans lequel tous les aspects de la lutte contre les mauvaises herbes sont envisagés. Après l'énumération des produits disponibles, les différents problèmes de désherbage sont présentés. Ils concernent la grande culture, l'horticulture, les pépinières forestières, les pelouses et gazons, la destruction des plantes ligneuses et aquatiques et l'entretien des bordures de routes. Le désherbage total fait également

l'objet d'un chapitre, ainsi que la dessiccation des récoltes avant ramassage. Cette partie purement technique est suivie d'instructives considérations sur les questions de législation et de responsabilité en matière de traitements herbicides. De nombreux tableaux donnent à cet ouvrage une clarté et un caractère pratique qui, joints au sérieux et à la solidité de l'information, en font une des meilleures mises au point sur les techniques modernes de lutte contre les mauvaises herbes.

R. L.

Le Directeur-Gérant ; B. LACLAVIÈRE.

Imprimerie BUSSIÈRE à Saint-Amand (Cher), France. — 11-3-1960.

Dépôt légal : 1^e trim. 1960. N^o d'impression : 829.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Bâtiment provisoire du Palais de Chaillot, PARIS-XVI^e. Tél. : CARnot 08.00.

Directeur : H. FERRU

Conseil Supérieur de la Recherche Agronomique

Président..... M. le Ministre de l'Agriculture.

Vice-Président..... M. le Professeur LEMOIGNE, membre de l'Institut.

Comité Permanent de la Recherche Agronomique

Président..... M. le Professeur LEMOIGNE.

Membres..... MM. les Professeurs BRESSOU, TERROINE, LHÉRITIER.
Le Directeur de l'Institut National de la Recherche Agronomique,
L'Inspecteur général de la Recherche Agronomique,
Les Directeurs centraux de Recherches.

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : M. BUSTARRET, Inspecteur général de la Recherche Agronomique.

Série A. — *Agronomie* : M. BOISCHOT, Directeur de la Station centrale d'Agronomie.

Série A bis. — *Physiologie végétale* : M. COÏC, Directeur de la Station centrale de Physiologie végétale.

Série B. — *Amélioration des Plantes* : M. MAYER, Directeur de la Station centrale de Génétique et Amélioration des Plantes.

Série C. — *Épiphyties* : M. DARPOUX, Directeur de la Station centrale de Pathologie végétale,

M. TROUVELOT, Directeur de la Station centrale de Zoologie agricole,

M. VIEL, Directeur du Laboratoire de Phytopharmacie.

Série C bis. — *Abeille* : M. CHAUVIN, Directeur de la Station de Recherches apicoles de Bures-sur-Yvette.

Série D. — *Zootéchnie* : M. BUSTARRET, Inspecteur général de la Recherche Agronomique, M. A.-M. LEROY, Professeur à l'Institut National Agronomique.

Série E. — *Technologie agricole* : M. FLANZY, Directeur de la Station centrale de Technologie des produits végétaux,

M. MOCQUOT, Directeur de la Station centrale de Technologie des produits animaux.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :

Bâtiment provisoire du Palais de Chaillot, PARIS-XVI^e. Tél. CARnot 08-00.

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1959

	FRANCE	ÉTRANGER	LE N°
SÉRIE A. — AGRONOMIE.....	4.000	4.600	800
SÉRIE A bis. — PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE.....	1.500	1.900	500
SÉRIE B. — AMÉLIORATION DES PLANTES.....	2.600	3.000	600
SÉRIE C. — ÉPIPHYTIES.....	2.600	3.000	800
SÉRIE C bis. — ABEILLE.....	1.800	2.100	600
SÉRIE D. — ZOOTECHNIE.....	1.800	2.100	600
SÉRIE E. — TECHNOLOGIE.....	2.600	3.000	800

Chaque demande de changement d'adresse doit être accompagnée de 40 fr. en timbres-poste.

Les demandes d'abonnements doivent être adressées au Régisseur des Publications de l'Institut National de la Recherche Agronomique, Bâtiment provisoire du Palais de Chaillot, PARIS-XVI^e. C. C. P. : PARIS, 9064-43. Elles peuvent être également souscrites par l'intermédiaire de libraires dans les conditions habituelles.

TABLE DES MATIÈRES

FREZAL (P.). — Essai de lutte généralisée contre la mouche méditerranéenne (<i>Ceratitis capitata</i> WIED) à l'aide d'appâts insecticides	5
HURPIN (B.). — Recherches sur l'alimentation des Vers blancs ou larves de <i>Melolontha Melolontha</i> L. (Coléopt Scarabaeidae).....	35
LEGAY (J. M.). — Physiologie du Ver à soie (suite)	81
Chronique des livres	143
